

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

“BIOLOGÍA TÉRMICA Y DESEMPEÑO
LOCOMOTOR EN TRES ESPECIES DE
LACERTILIOS VIVÍPAROS DEL GRUPO
Sceloporus torquatus”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA

BIOL. SAÚL LÓPEZ ALCAIDE

DIRECTOR DE TESIS: DR. SAÚL LÓPEZ ALCAIDE

MÉXICO, D. F.



COORDINACIÓN

NOVIEMBRE, 2005

M: 350 361



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Saúl López Alcaide

FECHA: 31 octubre 2005

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de septiembre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) LÓPEZ ALCAIDE SAÚL con número de cuenta 90015685 con la tesis titulada: **Biología térmica y desempeño locomotor en tres especies de Lacertilios vivíparos del grupo *Sceloporus torquatus***, bajo la dirección del(a) Dr. Fausto Méndez de la Cruz.

Presidente:	Dr. Isaias Hazarmabeth Salgado Ugarte
Vocal:	M. en C. Rodolfo García Collazo
Secretario:	Dr. Fausto Méndez de la Cruz
Suplente:	Dr. Andrés García Aguayo
Suplente:	Dr. Enrique Martínez Meyer

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPIRITU"
Ciudad Universitaria, D.F., a 26 de octubre del 2005.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se llevo a cabo gracias al financiamiento otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), y por los proyectos DGAPA PAPIIT IN-2000901 e IN-213405.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Biología

Al Dr. Fausto Roberto Méndez De La Cruz, por sus comentarios y enseñanzas que han contribuido de manera importante a mi formación profesional.

A los miembros de mi comité tutorial el Dr. Isaías Salgado Ugarte y El Dr. Enrique Martínez Meyer que sin duda han realizado importantes contribuciones para el enriquecimiento del presente trabajo.

Igualmente agradezco a los miembros del jurado para el examen de grado el Dr. Andrés García Aguayo y el M. en C. Rodolfo García Collazo, por sus valiosas aportaciones al texto final de esta tesis.

Al personal del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por todas sus atenciones y facilidades a lo largo de mi estancia en el mismo.

A mi mamá y a mi papá por su tolerancia y apoyo moral y económico.

A mis amigos del Instituto de Biología Ruth, Rodrigo, Alejandro, Martha, Rubi, Angela, Gastón, Carlina, Norberto y Gabriel por su ayuda en campo y sugerencias al trabajo; a Rocio por su ayuda en todos los trámites del posgrado.

A mis queridísimas Heidy Gabriela Herrera Romo e Isabel Gómez Espejo por su invaluable amistad y agradable e interesante conversación

ÍNDICE

Índice de cuadros y figuras.....	II
Resumen.....	III
Abstract.....	III
Introducción.....	1
Objetivos.....	4
Antecedentes.....	5
Descripción de especies.....	8
Áreas de Estudio.....	12
Métodos.....	22
Resultados.....	27
Discusión.....	43
Conclusiones.....	55
Literatura Citada.....	57

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Descripción de <i>Sceloporus mucronatus aureolus</i>	8
Figura 2. Descripción de <i>Sceloporus macdougalli</i>	9
Figura 3. Descripción de <i>Sceloporus serrifer</i>	10
Figura 4. Ubicación de las Áreas de estudio.....	12
Figura 5. Características del El Vergel.....	13
Figura 6. Climograma Tlaxiaco.....	14
Figura 7. Características de Santa Cruz Bamba.....	16
Figura 8. Climograma Santa Cruz Bamba.....	17
Figura 9. Características de Conkal.....	19
Figura 10. Climograma Conkal.....	20
Figura 11. Temperaturas en campo y laboratorio de <i>S. m. aureolus</i>	27
Figura 12. Temperaturas <i>S. macdougalli</i>	28
Figura 13. Temperaturas <i>S. serrifer</i>	29
Figura 14. Temperaturas de campo para las tres especies.....	30
Figura 15. Temperaturas de laboratorio para las tres especies.....	31
Figura 16. ANDEVA para temperaturas operativas.....	32
Figura 17. ANDEVA para calidad térmica del hábitat.....	33
Figura 18. ANDEVA para precisión terorreguladora.....	34
Figura 19. Distribución de t_b y t_e para <i>S. m. aureolus</i> no gestantes.....	35
Figura 20. Distribución de t_b y t_e para <i>S. m. aureolus</i> gestantes.....	36
Figura 21. Distribución de t_b y t_e para <i>S. macdougalli</i> no gestantes.....	38
Figura 22. Distribución de t_b y t_e para <i>S. macdougalli</i> gestantes.....	39
Figura 23. Distribución de t_b y t_e para <i>S. serrifer</i> no gestantes.....	40

RESUMEN

Las lagartijas vivíparas, predominan en zonas altas. La hipótesis del clima frío, sugiere que la viviparidad evolucionó en reptiles de estos sitios, por la capacidad de las hembras gestantes para termorregular. Las trece especies del grupo *S. torquatus* habitan mayoritariamente en zonas altas, y las hembras gestantes prefieren temperaturas inferiores a las que presentan las hembras no gestantes para no dañar el desarrollo intrauterino de su descendencia. Sin embargo, dos de sus especies *S. macdougalli* y *S. serrifer* habitan zonas cálidas que posiblemente les ofrecen heterogeneidad térmica permitiéndoles mantener temperaturas similares a las de sus parientes de zonas altas. Para evaluar esta propuesta, determine que mecanismos permiten a ambas especies adecuarse al clima cálido sin afectar a su descendencia utilizando a su pariente que habita en zonas de gran altitud *S. m. aureolus*. Registre y compare las temperaturas preferidas en sus hábitats, y las seleccionadas en laboratorio por las hembras gestantes y no gestantes de las tres especies, calcule su precisión y efectividad termorreguladora y la calidad térmica de sus hábitats. Las temperaturas de *S. serrifer* en ambos estados reproductores son similares a las de *S. m. aureolus* cuando puede termorregular; *S. macdougalli*, prefiere temperaturas mayores en campo e inferiores en laboratorio a las otras dos especies, *S. serrifer*, termorregula precisa y efectivamente, *S. m. aureolus*, termorregula solo cuando no esta gestante y *S. macdougalli* no presenta comportamiento termorregulador. La calidad térmica del ambiente ofrece condiciones diferentes a cada especie. Las especies vivíparas del grupo *torquatus* han conseguido habitar en zonas de clima cálido mediante dos estrategias distintas *S. serrifer* emplea comportamiento termorregulador para compensar las deficiencias de su ambiente, y *S. macdougalli* es termoconformista por que las temperaturas ambientales no tienen efectos negativos sobre el desarrollo intrauterino de su descendencia.

ABSTRACT

Viviparous lizards predominate at high altitudes. The cold climate hypothesis suggests that viviparity evolved in reptiles at these environments due to the capacity of pregnant females to regulate body temperatures. Thirteen species of the *S. torquatus* group inhabit mainly high elevations and pregnant females prefer lower temperatures than those preferred by non reproductive females in order to avoid damage of embryos. *S. mucronatus aureolus* inhabits high altitude at which normally occurs viviparous species. However, two species: *S. macdougalli* and *S. serrifer*, inhabit warm environments which could offer thermal heterogeneity that allows them to maintain temperatures similar to those of their high elevation relatives. To evaluate this idea, I determined the mechanisms that allow both species to adapt to the warm climate without affecting their descendants. I recorded and compared preferred body temperatures in the field and in the laboratory for both pregnant and nonpregnant females of these species. I also estimated their termorregulatory precision and thermal quality of habitat. Body temperatures of pregnant and nonpregnant females of *S. serrifer* are similar to those of nonpregnant females of *S. m. aureolus*. Unlike *S. m. aureolus* and *S. serrifer*, *S. macdougalli* prefers higher temperatures in the field and lower temperatures in the laboratory. *S. serrifer* regulates its body temperature precisely and effectively. Females of *S. m. aureolus* exhibit termorregulatory behavior only during nonpregnant stages, while *S. macdougalli* is thermoconformist. Thermal quality of the environment offers different conditions to each species. Species of the *S. torquatus* group inhabit warm climates through different strategies: *S. serrifer* exhibits termorregulatory behavior to compensate for environment thermal deficiency, while *S. macdougalli* is a thermoconformist lizard because exposed environmental temperatures do not have negative effect on intrauterine embryonic development.

INTRODUCCIÓN

Los animales ectotermos como los reptiles, han desarrollado conductas termorreguladoras para mantener su temperatura corporal dentro del intervalo óptimo para el desarrollo de sus actividades y procesos metabólicos. Este comportamiento termorregulador, está controlado por el hipotálamo, que es la región sensible del cerebro de los reptiles a la temperatura. Las temperaturas corporales de las lagartijas son elevadas, pero se mantienen dentro de intervalos estrechos que varían durante sus ciclos de actividad como resultado de las características del hábitat en que se encuentren, el microhábitat que ocupen, la época del año y su modo y condición reproductora (Pough, 1998).

Entre los reptiles se ha observado una relación entre el modo de paridad con la altura y el clima de los sitios en los que habitan, siendo más comunes las especies ovíparas en zonas de altura moderada y con temperaturas cálidas. Mientras que las especies vivíparas predominan en zonas de grandes elevaciones de clima frío con mayor variación diaria y estacional en la temperatura ambiental (Méndez-De La Cruz *et al.* 1998).

Se ha propuesto que la mayor abundancia de reptiles vivíparos en zonas altas templadas, se debe a que este modo reproductor se origina en los reptiles escamados (lagartijas y serpientes) en altas elevaciones con clima frío (Shine, 1985). En estos sitios con bajas temperaturas ambientales, la extensión del periodo de retención uterina de los huevos en el oviducto hasta culminar con el nacimiento de crías vivas, favorece el desarrollo y la viabilidad la descendencia al encontrarse dentro del cuerpo de la madre en un ambiente térmico estable, gracias a la capacidad de las hembras gestantes para seleccionar intervalos de temperatura corporal adecuados mediante el empleo de comportamiento termorregulador. (Packard *et al.*, 1977; Tinkle y Gibbons, 1997; Andrews y Mathies, 2000; Shine, 2002), a diferencia de los nidos en el suelo donde los embriones quedan expuestos a regímenes térmicos variables (Qualls y Andrews, 1999).

En las montañas del eje transvolcánico central de México, ubicadas en latitudes tropicales pero con altitudes considerables, habitan alrededor de 30 especies de lagartijas vivíparas pertenecientes al género *Sceloporus* (Sites *et al.*, 1992). Algunas de ellas, han sido utilizadas para describir aspectos sobre sus preferencias térmicas, (Boger, 1949, Avery, 1982; Huey, 1982), por ejemplo se ha sugerido que conservan sin cambios los rasgos de su biología térmica, es decir que sus temperaturas corporales preferidas no presentan variación, no obstante la latitud o la altitud a la que habiten (Andrews, 1998).

Los trabajos mencionados han abarcado a las especies del grupo *S. torquatus* perteneciente al mismo género, en el que además, se han realizado estudios sobre la diferencia en las temperaturas exhibidas por las hembras gestantes y no gestantes a causa de que la temperatura corporal superior de estas últimas es deletérea para el desarrollo embrionario, provocando que los descendientes no sean aptos para sobrevivir (Beuchat, 1986; Andrews y Rose, 1994; Mathies y Andrews, 1997). Por lo que temperaturas corporales menos elevadas al parecer maximizan el éxito de la camada a cambio de comprometer la temperatura óptima para la madre y la velocidad del desarrollo de los embriones (Beuchat y Ellner 1987; Braña, 1993).

Sin embargo, las lagartijas vivíparas que integran el grupo *S. torquatus*, no habitan exclusivamente en zonas frías a grandes altitudes. *Sceloporus macdougalli* y *Sceloporus serrifer*, son dos especies vivíparas, que habitan en climas subtropicales a bajas altitudes, de alta temperatura ambiental promedio cuyos periodos de gestación transcurren durante los meses más calidos y secos del año (Rivera, 2001; Martínez, 2004), en la región del Istmo de Tehuantepec la primera (Smith y Bumzahem, 1953) y en la península de Yucatán la segunda (Lee, 1996).

Lo anterior plantea la siguiente pregunta: ¿Cómo estas dos especies han conseguido habitar en sitios de clima cálido, expuestas a altas temperaturas sin

arriesgar la viabilidad de su descendencia? Una posible respuesta a esta pregunta es que estas especies pueden ocupar ambientes con clima cálido, sin poner en riesgo la viabilidad de su descendencia si disponen de un hábitat térmicamente heterogéneo, que les permita mantener temperaturas corporales parecidas a las que presentan sus parientes de zonas altas (Bauwens *et al.*, 1996). Un hábitat térmicamente heterogéneo, como lo predice el modelo de termorregulación en lacertilios (Huey y Slatkin, 1976) permite a las lagartijas, tener un control más preciso en la selección de la temperatura corporal adecuada para el desempeño de sus diferentes procesos fisiológicos (Stevenson *et al.*, 1985), y puede funcionar al mismo tiempo como amortiguador de una posible aclimatación o adaptación a las temperaturas del ambiente local en los rasgos de su biología térmica (Gvozdik y Castilla, 2001), lo que incluye a las temperaturas corporales preferidas durante la gestación. De modo que en un hábitat con amplia heterogeneidad térmica el desempeño termorregulador de las lagartijas vivíparas tropicales del grupo *S. torquatus* debería ser similar al de sus parientes de zonas templadas altas.

Por las razones anteriormente expuestas resulta importante conocer el desempeño termorregulador de las lagartijas vivíparas habitantes de zonas tropicales de baja altitud *S. macdougalli* y *S. serrifer*, y su relación con las características térmicas de su ambiente y compararlas con las de *S. mucronatus aureolus*, lagartija cercanamente emparentada a ambas especies (Wiens y Reeder, 1997), que habita en zonas altas de clima templado.

OBJETIVOS.

Objetivo general:

- ❖ Determinar que mecanismos han permitido *S. macdougalli* y *S. serrifer* habitar en sitios de clima cálido, sin poner en riesgo la viabilidad de su descendencia, y compararlos con el utilizado por *S. mucronatus aureolus*, lagartija emparentada de clima templado.

Objetivos Particulares:

- ❖ Comparar los desempeños termorreguladores y la relación de estos con la temperatura operativa de su hábitat (t_e) entre las especies de clima cálido y su pariente cercana de zonas templadas *S. m. aureolus*, en campo y laboratorio, tanto en estado de gestación como cuando no se encuentran gestantes.
- ❖ Calcular la precisión (d_b) y efectividad (E) termorreguladora, así como caracterizar la calidad térmica del hábitat (d_e), para las hembras gestantes y no gestantes de las tres especies.
- ❖ Evaluar la velocidad de escape de las hembras gestantes y no gestantes de las tres especies.

ANTECEDENTES

Los primeros trabajos de investigación relacionados con el ajuste de la temperatura corporal en los reptiles, se han venido realizando desde la década de los años cuarenta del siglo XX, estos trabajos describen aspectos del comportamiento de los organismos como moverse entre sitios soleados y con sombra para alcanzar su temperatura corporal preferida evadiendo temperaturas extremas que los perjudican (Cowles y Bogert, 1944; Litch, 1965).

Los anteriores estudios han sido seguidos por trabajos que describen algunos de los rasgos de la biología y ecología térmica de varias especies de lacertilios de zonas tropicales y templadas, así como las interacciones de éstas con las características físicas de su ambiente, mostrando que algunas especies son termoconformistas, pues aceptan las temperaturas disponibles en su hábitat (Huey y Webster, 1975 y 1976), que el comportamiento termorregulador entre especies simpátricas está influido por las características físicas de los microhábitats que cada una ocupa (Grover, 1996). Además existen estudios en los que se comparan las temperaturas corporales preferidas, en diferentes poblaciones de una misma especie, en las cuales a pesar de las diferencias en el ambiente térmico de cada localidad las lagartijas mantienen temperaturas corporales similares (Lee, 1980; Van Damme *et al.*, 1992; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Gvozdik y Castilla, 2001).

Se han desarrollado modelos que evalúan la relación costo-beneficio de la actividad termorreguladora en las lagartijas (Huey y Slatkin, 1976). Otros modelos incorporan condiciones fisiológicas y de las historias de vida de estos animales, para predecir sus temperaturas óptimas de acuerdo al estado fisiológico en el que se encuentren (Beuchat y Ellner, 1987; Van Damme *et al.*, 1990), y de como los efectos próximos de la temperatura pueden influir sobre características de sus historias de vida, como la fecundidad y las tasas de sobrevivencia (Adolph y Porter, 1993).

En el contexto de la evolución de la viviparidad en reptiles, los trabajos de investigación resaltan la importancia de la capacidad de las hembras gestantes para conseguir temperaturas corporales adecuadas para el desarrollo de su descendencia en grandes altitudes con predominancia de clima frío, y la influencia de estas sobre la retención de los huevos en el oviducto hasta culminar con el nacimiento de crías vivas (Shine, 1984, 1985 y 2002; Mathies y Andrews, 1995; Qualls y Andrews, 1999; Andrews, 2000).

Además, se ha propuesto que las hembras gestantes seleccionan activamente temperaturas corporales inferiores para no afectar el desarrollo óptimo de los embriones (Beuchat, 1986; Mathies y Andrews, 1995; Qualls, 1997; Andrews *et al.*, 1997; Andrews, 2004; Rock *et al.*, 2000). Se han descrito, los cambios en la selección y uso de microhábitats que para mantener su temperatura corporal preferida presentan algunas especies a lo largo de un gradiente altitudinal (Adolph, 1990). Los cambios en la movilidad que imposibilitan a las hembras gestantes el asolearse y conseguir así temperaturas corporales más elevadas (Braña, 1993), las contribuciones de distintos mecanismos de comportamiento como la baja movilidad o el empleo de movimientos frecuentes entre los áreas soleadas y sombreadas, para reducir su temperatura corporal en sitios con alta temperatura ambiental (Van Damme *et al.*, 1987; Bawens *et al.*, 1996). Y la reducción del tiempo que las lagartijas gestantes permanecen asoleándose en sitios donde perciben la presencia de depredadores con el objetivo de evadirlos (Downes y Bauwens, 2002).

En años recientes se han evaluado la precisión, y la efectividad en la regulación de las temperaturas corporales en algunas especies de lagartijas, a través de datos como su temperatura corporal registrada en campo, la temperatura seleccionada en gradientes térmicos de laboratorio y las temperaturas operativas disponibles para el organismo mediante el empleo de modelos que se aproximan a la forma, tamaño y coloración del animal estudiado, así como la oferta térmica de su ambiente (Hertz, 1992 y 1993;

Shawn *et al.*, 2002; Christian y Weavers, 1996; Bauwens *et al.*, 1996; Scheers y Van Damme, 2002; Gvozdik, 2002; Diaz y Cabezas-Diaz, 2004).

Sin embargo, no existen estudios, en los que se comparen las preferencias térmicas de hembras emparentadas de especies diferentes, que habitan en sitios de gran altitud y sitios de baja altitud de zonas tropicales, en estado de gestación y no gestantes. Para evaluar la relación entre hipótesis como la del estrés térmico o de la imposibilidad térmica y la invasión de estos organismos a zonas de clima cálido de baja altitud.

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

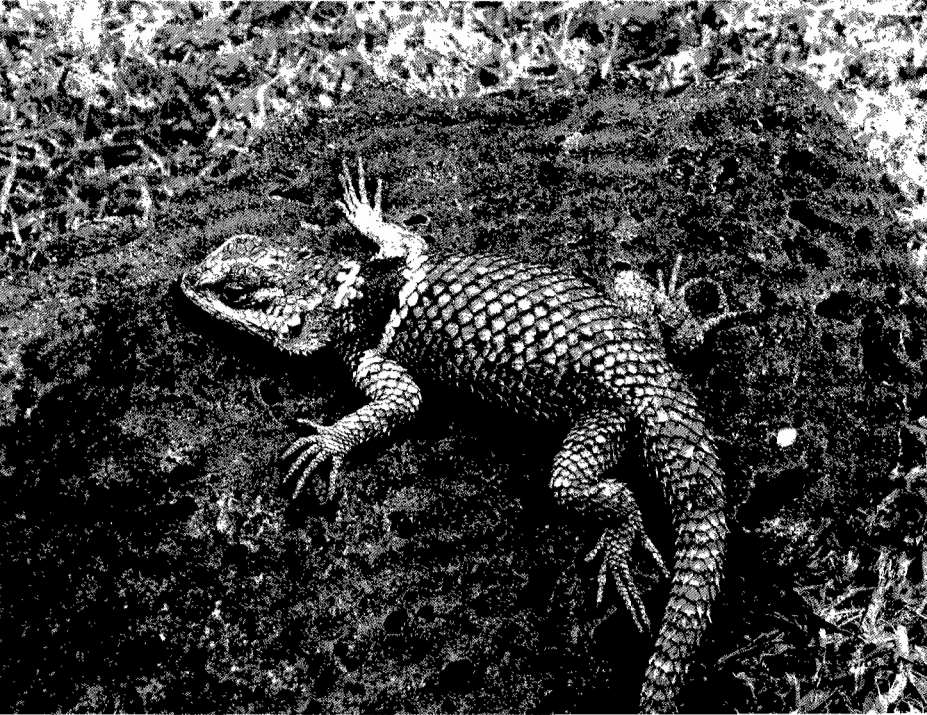


Figura 1. *Sceloporus mucronatus aureolus*.

Sceloporus mucronatus aureolus, comparte características de tamaño y coloración con otras subespecies de *S. mucronatus*, como el ser una lagartija robusta, relativamente grande, con una longitud hocico-cloaca (LHC) de 78.5 mm, en promedio y el collar negro bordeado a ambos lados por una línea blanca (Fig. 1).

Sin embargo, la coloración de las escamas dorsales para *S. m. aureolus* es más clara, el número de escamas dorsales (34.1 en promedio, mín. 32 máx. 36), el número de escamas del collar (5.6 en promedio, mín.4 máx. 7) y los poros femorales (13 en promedio, mín.12 máx. 16) son mayores que lo descrito para las otras subespecies. Habita en bosques de pino-encino, ocupa las partes rocosas de estos, es de actividad diurna y es vivípara con actividad reproductora otoñal (Lyncht y Smith, 1965; Alvarez y Huerta, 1973).

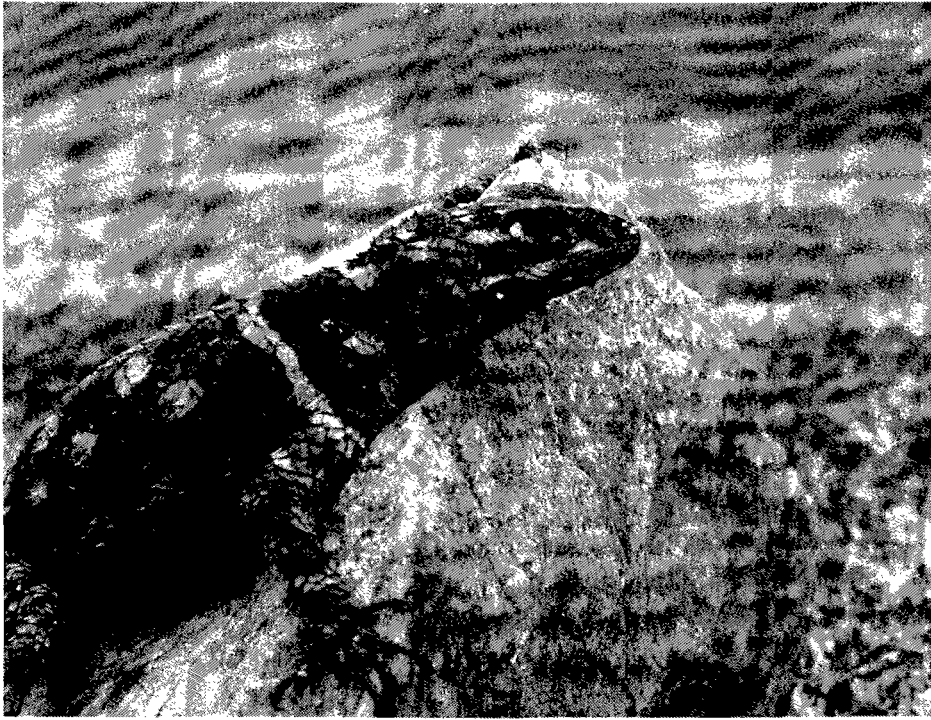


Figura 2. *Sceloporus macdougalli*

Sceloporus macdougalli es una lagartija perteneciente al grupo *torquatus* que habita en la región del Istmo de Tehuantepec, área anteriormente desprovista de registros de miembros del grupo *torquatus*, junto con *S. serrifer* son las únicas especies del grupo *torquatus* que existen en alturas casi al nivel del mar en la costa del Pacífico. De cabeza moderadamente elongada con 5 amplias escamas supraoculares separadas de las superciliares por una hilera de escamas pequeñas. Escamas traseras débilmente quilladas, mucronadas, no denticuladas, aquellas sobre la cola y extremidades traseras más espinosas; con 15 poros femorales en la extremidad derecha y 17 en la izquierda; 29 escamas dorsales; con parches ventrales laterales; largo hocico-cloaca (LHC) de 73 mm; largo de cola (LC) 76 mm; ancho de hocico (AH) 20 mm. Cabeza negra con manchas azules ordenadas en lo que parece ser un patrón constante; la superficie ventral del cuerpo de color blanco con tintes azules, excepto a los lados del abdomen el cual es moderadamente oscuro, ingle

negra, región gular cambiante de gris en la parte anterior a azul-gris en la parte posterior (Smith y Bumzahem, 1953).

De color azul verdoso en la parte posterior del collar nucal hasta el nivel de la inserción anterior de las extremidades traseras; cola bandeada dorsal y lateralmente, bajo la superficie blanca; dedos bandeados de azul; collar nucal negro con una banda anterior incompleta bordeándolo. Se desconocen detalles sobre su biología reproductiva y dieta (Smith y Bumzahem, 1953), (Fig. 2).



Figura 3. Hembra de la lagartija *Sceloporus serrifer*

Sceloporus serrifer mide en promedio entre 80 y 90 mm. de longitud hocico-cloaca (LHC), posee un cuerpo moderadamente corto, con extremidades cortas y robustas. Presenta de seis a once poros femorales. La cabeza se encuentra cubierta por una serie de placas simétricamente arregladas, mientras que la superficie dorsal del cuerpo y los apéndices están cubiertos con grandes escamas imbricadas y fuertemente quilladas y mucronadas. Las escamas

ventrales son tersas, imbricadas y conspicuamente más pequeñas que las dorsales (Lee, 1996).

El dorso presenta coloración amarillenta a gris, además de cuatro barras transversales, las cuales están bordeadas en la parte posterior por coloración azul o gris. Estas lagartijas tienen un collar nucal amplio en el área medio dorsal bordeado por ambos lados por coloración azul o gris. La superficie de la cabeza es oscura con grandes manchas blancas, amarillas o azules, la superficie dorsal de la cola tiene bandas claras y oscuras alternadas, en las hembras el vientre es de color azulado a gris, mientras que en los machos se presentan parches dorsales de color azul (Lee, 1996), (Fig. 3).

Sceloporus serrifer es moderadamente común en la península de Yucatán en donde ocupa varios hábitats, estas lagartijas pueden encontrarse sobre troncos de árboles, pero es más común encontrarle sobre las bardas de roca que bordean los campos de henequén o sobre las ruinas mayas (Lee, 1996).

ÁREAS DE ESTUDIO

Para la realización de este estudio, se trabajó en las tres localidades en donde habitan las especies bajo estudio. Dos de ellas en el estado de Oaxaca, la primera en la sierra mixteca, y la segunda en la región del Istmo de Tehuantepec. Mientras que la tercera localidad se ubica en el norte del estado de Yucatán (Figura 4). A continuación se describen los sitios de estudio.

UBICACIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

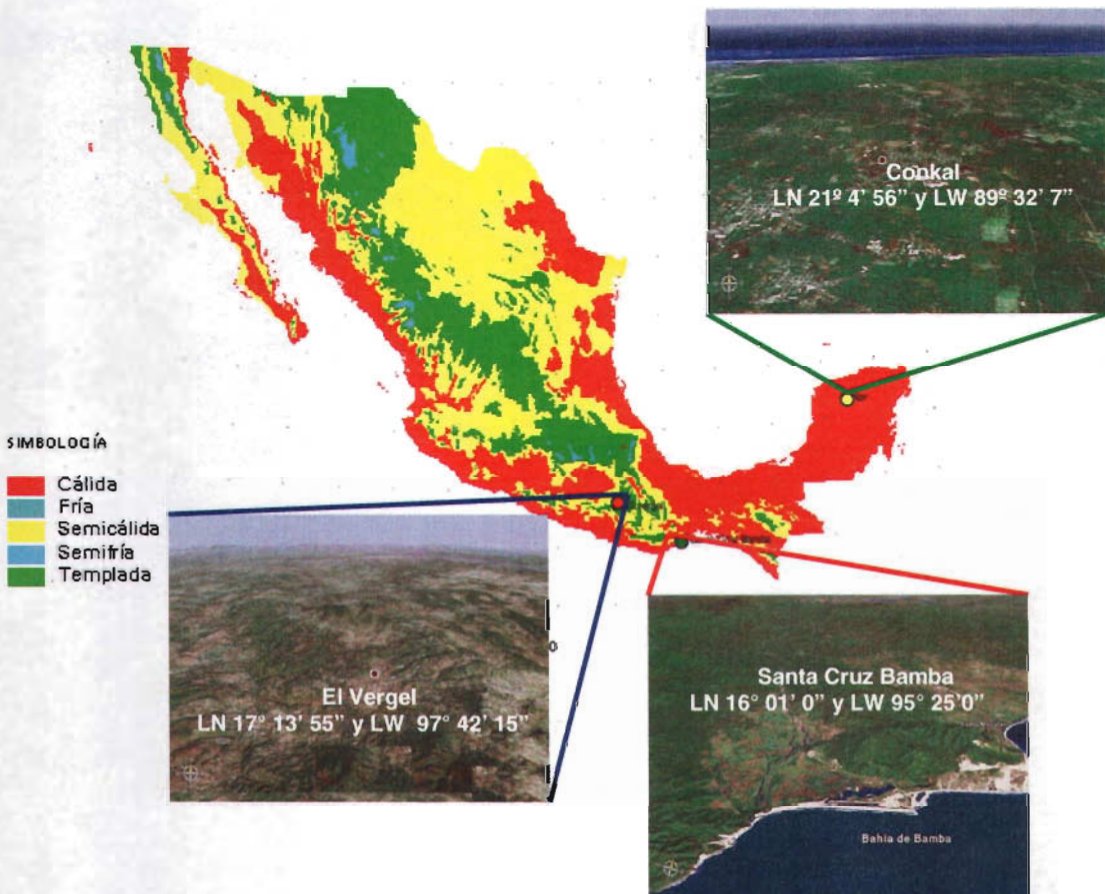


Figura 4. Ubicación de las localidades en donde se encuentran las tres especies bajo estudio.

EL VERGEL

Localización

El Vergel se localiza entre las coordenadas geográficas 17° 13' 55" de latitud norte y a los 97° 42' 15" de longitud oeste, con una altitud de 2066 msnm, a 4.6 Km. al suroeste de la ciudad de Santa María Asunción Tlaxiaco dentro del municipio de "Heroica Ciudad de Tlaxiaco", que forma parte del distrito de Tlaxiaco, en el estado de Oaxaca (INEGI, 2000).



Figura 5. Panorámica de la vegetación característica en el área de estudio.

Clima

El clima característico de esta región según las claves de Köppen modificadas por García (1973), es el C (W"2) (w), templado subhúmedo con lluvias en verano y temperaturas hasta los 37°C mientras que en el invierno de hasta 0°C (Fig. 6), con una temperatura mensual promedio de 18°C (García, 1973; Secretaría de Gobernación, 1988; S.P.P., 1984a y b).

Climograma Tlaxiaco

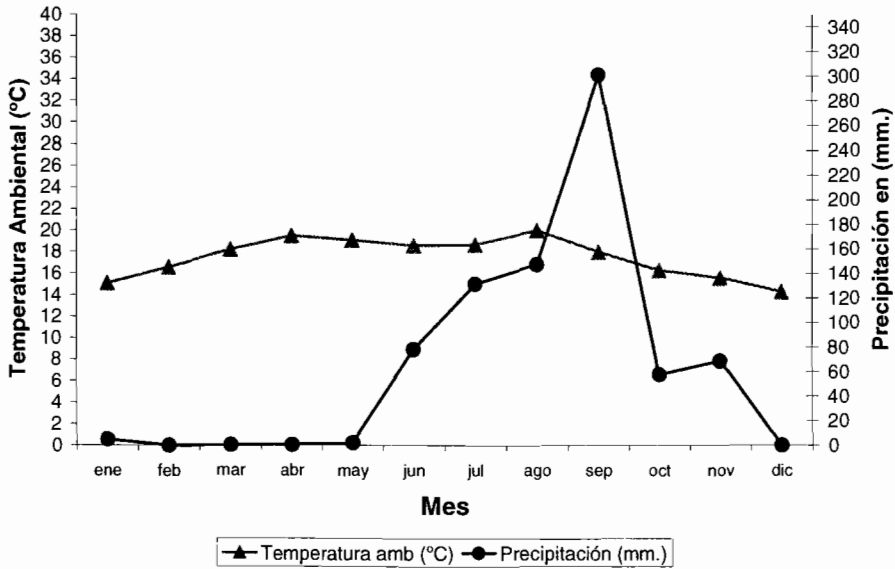


Figura 6. Temperatura promedio mensual en Tlaxiaco Oaxaca

Fisiografía

El municipio de “Heroica Ciudad de Tlaxiaco”, pertenece a la subprovincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur, que a su vez se divide en cinco subprovincias, está localidad se encuentra en la subprovincia de la Mixteca Alta, esta conformada por topoformas de sierra alta compleja con cañadas y lomerios, así como por valles y lomas con laderas de poca inclinación (S.P.P., 1984c y d).

Hidrografía

Las pequeñas corrientes que existen son parte integrante de la cuenca del balsas y se les conoce como los ríos Yutatoto, De Tablas y Mixteco, una pequeña presa llamada “El Boquerón” y un yacimiento importante que surte de agua a la ciudad (INEGI 1988a y b).

Orografía

Tlaxiaco se ubica en un pequeño valle rodeado por dos cadenas montañosas principales el Cerro Negro por el poniente y el Yucunino (Cerro de Arriba), a 2875 msnm por el sur y otras pequeñas elevaciones como el cerro del Tambor, el cerro de Coyote, el Calvario y el Jabalí (Secretaría de Gobernación, 1988).

Vegetación

La vegetación predominante es el bosque de coníferas. Entre las especies más comunes se encuentran *Pinus pseudostrobus* variedad *oaxacana*, *P. lawsonii* y *P. leiophylla*; y en los encinares, las especies más frecuentes son *Quercus castanea*, *Q. rugosa*, *Q. lienmanii*, *Q. felipensis*, *Q. schnkiana*, *Q. urbani*, *Q. magnolifolia* y *Q. conspersa*, además existen cultivos de riego y temporal y pastizales inducidos (Rzedowski, 1978; INEGI, 1985a), (Fig. 5).

SANTA CRUZ BAMBA

Localización

Al suroeste del Distrito de Tehuantepec se encuentra el municipio de Santiago Astata dentro del cual se localiza el poblado de Santa Cruz Bamba en las coordenadas geográficas 16° 01' 0" de latitud Norte y los 95° 25' 0" de longitud oeste, a una altitud de 40 msnm, a 20 Km. aproximadamente de la cabecera municipal (INEGI, 2001).



Figura 7. Vista de la vegetación de Santa Cruz Bamba, Oaxaca

Clima

El clima predominante en esta zona es el Aw 0 (w) cálido subhúmedo con lluvias en verano con temperatura media de 28.0 °C, con por lo menos 10 veces mayor cantidad de lluvia en el mes más húmedo de la mitad caliente del año que en la más seca (García, 1973). Con estación lluviosa y seca marcadas (S.P.P., 1984c y d; S.M.N., 2003), (Fig. 8).

Climograma Santa Cruz Bamba

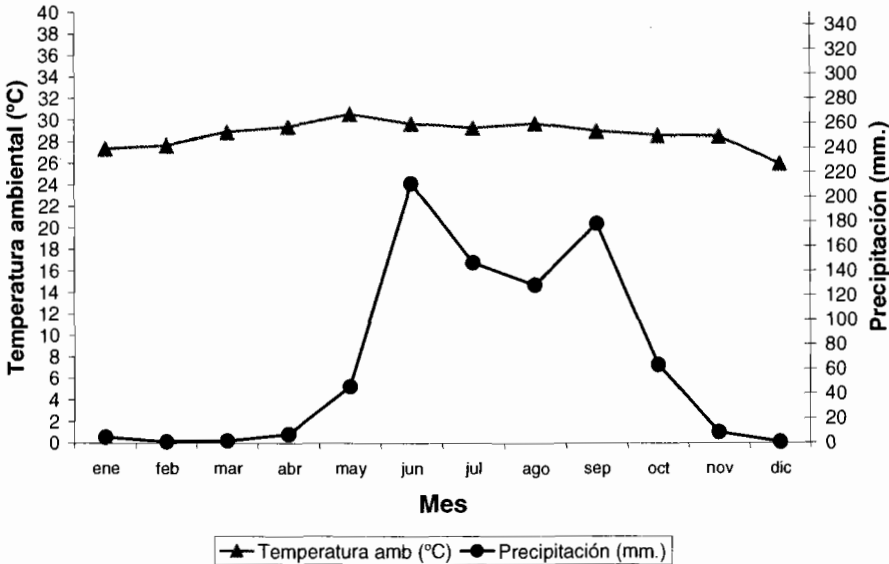


Figura 8. Temperaturas promedio mensuales para el área de estudio tomadas de la estación meteorológica de Tehuantepec, Oaxaca.

Fisiografía

Santa Cruz Bamba, se encuentra dentro del área fisiográfica de la llanura del Istmo de Tehuantepec. Es una planicie costera interrumpida por algunos cerros aislados y es surcada por varias corrientes perennes de agua. Las rocas que afloran en el área tienen distintas edades entre el precámbrico y el presente, son de origen sedimentario y metamórfico (INEGI, 1988c y d).

Hidrografía

Santa Cruz Bamba, pertenece a la región hidrológica de la costa oeste de Oaxaca, en la cuenca del río Astata, cuenta con ríos pequeños intermitentes y semipermanentes, de pendiente fuerte y lecho granoso-arenoso, destacando el Zinacatán, Ayuta y Astata (INEGI, 1988c y d).

Vegetación

La vegetación característica de la zona es la selva baja caducifolia. Es un tipo de vegetación propio de climas cálidos, se encuentra dominada por especies arborescentes que pierden sus hojas durante la época seca del año. Este tipo de comunidades se desarrolla entre los 0 y los 1000 msnm en laderas de cerros con suelos someros o muy pedregosos. En cuanto a la estructura de la selva baja caducifolia, lo más frecuente es que haya un solo estrato arbóreo aunque también puede haber dos, con desarrollo de estratos arbustivos muy variables de un sitio a otro, en este tipo de bosque las trepadoras y las epífitas son generalmente escasas encontrándose sólo en sitios protegidos como cañadas, entre las segundas destacan bromeliáceas del género *Tillandsia*. Una forma biológica interesante la constituyen las cactáceas columnares y candelabrifformes que se presentan sobre todo en las fases más secas del bosque, las briofitas son poco frecuentes en este tipo de vegetación al igual que los helechos. La vegetación lleva como especies dominantes las pertenecientes al género *Bursera*, al menos en altitudes entre los 400 y los 1700 m. Y sobre diferentes tipos de sustrato geológico destacando *B. schlechtendalii*, *B. morelensis*, *B. exelsa*, *B. heteresthes*, *Lyisiloma divaricata*, *Ceiba parvifolia*, *Amphipterygium adstringens*, *Plumeria rubra* y *Cecidium praecox*. Existen también sobre las laderas de los cerros bosques bastante densos y frondosos de hasta 15 m. de alto siendo las especies más frecuentes *Bucida wigginsiana*, *B. macrostachya*, *Bursera* spp. y *Tabebuia palmeri* (Rzedowski, 1978; INEGI, 1985b; Pennington y Sarukhan, 1998), (Fig. 7).

Suelos

El tipo de suelo de esta región es el Cambisol eutrítico, que se caracteriza por presentar en el subsuelo una capa que parece suelo de roca, ya que se forman terrones, puede presentar acumulación de algunos materiales como arcilla, carbonato de calcio, hierro y manganeso, sin ser muy abundantes (INEGI, 2001).

CONKAL

Localización

El municipio de Conkal se encuentra en la región centro norte del estado de Yucatán, está ubicado entre los paralelos 21° 02' y 21° 08' de latitud norte y los meridianos 89° 29' y 89° 35' longitud oeste; posee una altura promedio de 8 metros sobre el nivel del mar. Limita al norte con el municipio de Chicxulub Pueblo al sur con el municipio de Mérida y Tixpeual al este con los municipios de Yaxkukul, Mocochá y Tixkokob y al oeste con el municipio de Mérida. Su superficie es de 5748 m². La cabecera del Municipio es el pueblo de Conkal, cuya distancia geográfica a la ciudad de Mérida es de 13 kilómetros en dirección noreste (INEGI, 1998).



Figura 9. Vegetación predominante en Conkal, Yucatán.

Clima

Predomina el clima de tipo Aw (cálido subhúmedo con lluvias regulares en verano, mayo – julio), con sequías bien definidas en la mitad más cálida del año (García, 1973). Tiene una temperatura media anual de 26.6° C y precipitación pluvial media anual de 469 milímetros. Humedad relativa promedio anual: marzo 66%-diciembre 89% (S.P.P, 1984e y f).

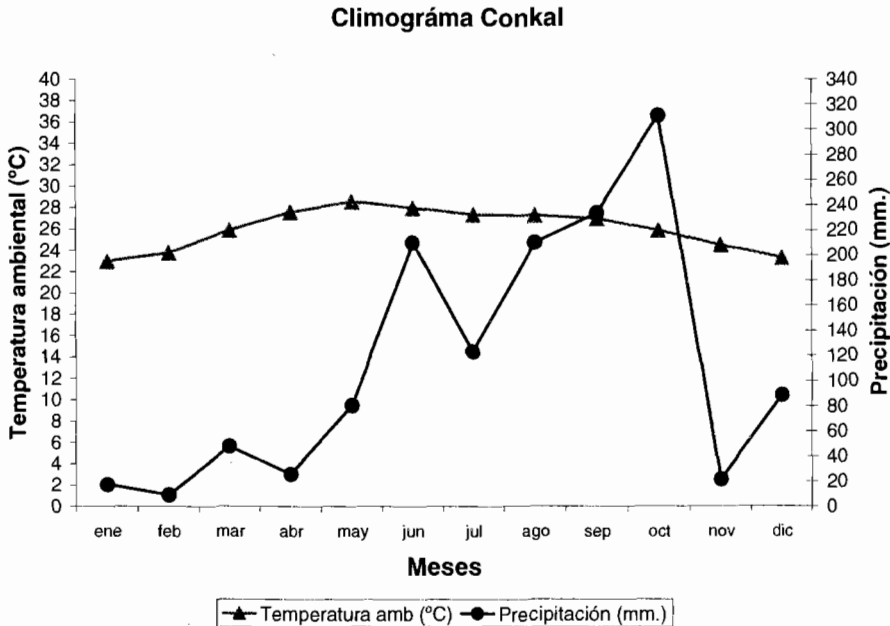


Figura 10. Temperaturas promedio mensuales para Conkal, Yucatán.

Fisiografía

El área queda comprendida dentro de la región Península de Yucatán en la subprovincia del Carso Yucateco, se conforma de playas en línea costera con zonas inundables y salinas, además de llanuras de tipo rocoso, esta subprovincia se caracteriza por presentar un relieve suave, ligeramente ondulado, carente por completo de prominencias topográficas, las elevaciones mayores alcanzan hasta 33 metros de altitud (S.P.P., 1984g y h).

Hidrografía

El área se ubica en el norte del estado de Yucatán y está comprendida en la región hidrológica número 32, denominada Yucatán Norte. En el área no existe escurrimiento superficial debido a la alta permeabilidad que propicia la infiltración y absorbe en su mayoría el agua de lluvia, con excepción de pequeñas depresiones impermeables llamadas aguadas en donde se acumula el agua. El área no presenta corrientes superficiales, en cambio se observan rasgos de disolución que acusan una circulación subterránea, ahí se tienen numerosas dolinas conocidas en la región como cenotes, el nivel freático es muy somero (S.P.P., 1984g y h).

Orografía

El municipio presenta suelos someros y planos, que forman llanuras de barrera con piso rocoso (INEGI, 1988).

Vegetación

Con excepción de los terrenos dedicados a la agricultura de temporal, la vegetación predominante es la que corresponde a la selva baja caducifolia con vegetación secundaria. Existe un estrato arbóreo y uno herbáceo con bejucos leñosos compuestos por especies de las familias Leguminosae y Combretaceae, entre los que se encuentran los géneros *Arrabidaea* y *Cystida*. Las herbáceas más comunes son *Chamaecrista yucatanensis*, *Senna uniflora*, *Sryzolobium pruriens*, *Lantana camara*, *Bromelia pinguin* y *Bromelia caratas* (Rzedowsky, 1978; S.P.P., 1984i).

Características y Uso del Suelo

La constitución geológica corresponde al área tectónica más reciente de fines de la era terciaria. La composición del suelo corresponde al tipo litosol en las regiones norte y noroeste y rendzina en la parte central, sur y este (INEGI, 1998).

MÉTODOS

a) Trabajo en campo:

Temperaturas corporales de las lagartijas en campo

Se realizaron dos salidas a cada localidad, de septiembre de 2003 a febrero de 2005, en donde habitan los organismos objeto de este estudio (Santa Cruz Bamba, en la región del Istmo, Tlaxiaco en la Sierra Mixteca y Conkal en el estado de Yucatán), una durante el periodo en que las hembras no estuvieron gestantes (verano), y una cuando se encontraron en estado de gestación (invierno). Cada salida fue de tres a cuatro días de duración, se hicieron recorridos de 4 a 5 Km. a través de los sitios en donde es posible localizar a *Sceloporus macdougalli*, *S. mucronatus aureolus* y *S. serrifer* respectivamente, en el horario de actividad de cada especie (10 de la mañana a 18 hrs. aproximadamente en caso de *S. macdougalli* y *S. mucronatus aureolus*, y a las primeras horas de la mañana y al crepúsculo para *S. serrifer* en invierno durante su periodo de gestación).

Para evaluar las temperaturas corporales de campo (t_b) de las lagartijas se capturaron exclusivamente hembras adultas ($LHC \geq 60$ mm), que es la talla mínima de madurez sexual en estos organismos, con la ayuda de una caña de pescar utilizando la técnica de "lazada" con el fin de provocar las menores alteraciones posibles al organismo y se registraron los siguientes datos: Número de ejemplar, hora del día, estado reproductor, longitud hocico-cloaca (LHC) en milímetros, peso en gramos (± 1 gr.) y temperatura corporal (± 1 °C), con un termómetro cloacal de lectura rápida Miller & Weber, siempre y cuando el tiempo de captura no excediese más de un minuto, temperatura del aire y temperatura del microhábitat (con la ayuda de un termómetro digital de lectura rápida).

Para observar la posible existencia de diferencias significativas entre las temperaturas corporales registradas por las hembras no reproductivas y las hembras en estado reproductor entre las tres distintas especies en el campo, se aplicó una prueba de Análisis de Varianza de dos vías (ANDEVA) con factores completamente aleatorizados con el programa STATISTICA versión 6.0 (StatSoft, Inc., 2001), en donde la temperatura corporal de las lagartijas fue la variable dependiente, y la especie y el estado reproductor los factores, se tomó en cuenta la interacción entre estos.

Temperaturas operativas

Paralelamente al registro de las temperaturas corporales de las lagartijas, en cada una de las salidas de campo, se evaluó la eficiencia y precisión termorreguladora de los animales, así como la calidad térmica de su hábitat aplicando el protocolo propuesto por Hertz (1993). Las temperaturas operativas (t_e) se midieron mediante el uso de modelos huecos de cobre con las dimensiones de las lagartijas de cada especie (Hertz, 1993).

Los modelos con un número de 30, fueron pintados con el patrón de coloración propio de cada especie, con el objeto de igualar la absorción de radiación solar de las lagartijas. Estos modelos generalmente proveen de estimaciones precisas de las temperaturas operativas de los pequeños ectotermos que presentan una limitada capacidad fisiológica para controlar sus tasas de intercambio de calor y mantener sus temperaturas corporales en equilibrio (Bakken, 1992). Los modelos fueron colocados aleatoriamente en los microhábitats que utilizan los animales durante tres días, la temperatura de estos se midió durante tres días cada 30 minutos desde el amanecer hasta el crepúsculo.

b) Trabajo en laboratorio

Selección de temperaturas corporales en laboratorio

Se colectaron de cada sitio todas las hembras encontradas en estado reproductor y no reproductor, para ser trasladadas al laboratorio y ser sometidas a pruebas de selección de temperaturas y velocidad de carrera. Las lagartijas reproductivas y no reproductivas de todas las especies fueron sometidas a varias pruebas para conocer si seleccionan activamente su temperatura corporal (t_{sel}), fueron colocadas en un gradiente fototermal con 120 cm. de longitud x 80 cm. de ancho, que se dividió en encierros de 8 cm. cada uno, acondicionados con un piso y rocas que sirvieron de refugio a las lagartijas. En cada extremo de este se suspendieron lámparas a distintas intensidades, con el fin de reproducir un ambiente, con una suficiente heterogeneidad térmica (un extremo frío 25-30°C y un extremo caliente 45-50 °C) que permitió a los organismos, seleccionar su temperatura corporal preferida.

Las lámparas se mantuvieron encendidas de las 10:00 hrs. a las 17:00 hrs. que es el horario de actividad de las lagartijas en condiciones naturales. El gradiente se colocó en un cuarto con una temperatura ambiental estable ($20 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1$), y se les dejó aclimatarse por un periodo de dos horas, posteriormente les fue tomada su temperatura cloacal cada hora durante dos días consecutivos. Las lagartijas fueron alimentadas con grillos y se les proporcionó agua suficiente.

Los datos obtenidos se trataron con una Análisis de Varianza de dos vías (ANDEVA) con el estado de gestación como factor fijo y la especie como factor aleatorio, tomándose en cuenta la interacción entre estos, y la temperatura corporal seleccionada (t_{sel}) como variable dependiente, para encontrar diferencias entre las temperaturas seleccionadas entre las hembras de todas

las especies y entre las hembras gestantes y no gestantes, utilizando el programa STATISTICA versión 6.0 (StatSoft, Inc., 2001).

Para observar la posible existencia de diferencias en las temperaturas corporales seleccionadas dentro de cada una de las especies de un estado reproductor a otro y de campo a laboratorio, se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis con el programa STATISTICA versión 6.0 (StatSoft, Inc., 2001).

Velocidad de carrera

La velocidad de escape se midió colocando a los organismos en una pista de 200 cm de longitud, construida especialmente para este fin, con sensores de movimiento en los extremos, conectados a un cronómetro que registró el tiempo en segundos que cada lagartija tardó en recorrer la distancia anteriormente mencionada. Se colocó un piso recubierto con materiales que proporcionaron tracción a los organismos, los cuales lo recorrieron mediante un estímulo. Se observó el tiempo que tardaron en recorrer esta distancia, registrando así su velocidad en centímetros x segundo, la cual se comparó entre las tres especies y sus estados reproductores con una prueba de Kruskal-Wallis, utilizando el programa STATISTICA versión 6.0 (StatSoft, Inc., 2001).

Índices de calidad térmica del hábitat y de termorregulación

Se utilizó el procedimiento sugerido por Hertz y colaboradores (1993), para evaluar la precisión y efectividad del desempeño termorregulador de los organismos y la calidad térmica del hábitat. Estos índices se calcularon de la siguiente manera:

- 1) El índice de precisión termorreguladora (d_b) se obtiene del valor medio de todas las desviaciones absolutas de la temperatura corporal (t_b) con respecto a la temperatura seleccionada (t_{sel}). Cuando t_b se

encuentra dentro o más cercana a t_{set} el índice d_b se aproxima a cero, este índice es una medida de la precisión de la termorregulación. Un bajo valor de éste representa una alta precisión termorreguladora de los organismos.

- 2) El índice de calidad térmica del hábitat (d_e) es una medida análoga al índice d_b que es usado para las temperaturas operativas (t_e), este índice mide la calidad térmica del ambiente desde la perspectiva del organismo. Un valor bajo de d_e significa una alta calidad térmica del hábitat

- 3) E es el índice que mide la efectividad en la regulación de la temperatura corporal en los organismos, este se obtiene mediante la división de d_b / d_e y la resta de este cociente a 1. Cuando los animales termorregulan efectiva y exitosamente $d_b < d_e$ y el índice E puede acercarse a uno. Al contrario, cuando los animales no termorregulan d_b y d_e son similares. Cuando los organismo evaden activamente microclimas con temperaturas adecuadas entonces $d_b > d_e$ resultando un valor negativo de E .

RESULTADOS

Selección de temperaturas corporales en campo y laboratorio por especie

Las hembras no gestantes y gestantes de la lagartija *Sceloporus mucronatus aureolus* seleccionaron temperaturas corporales en laboratorio que no fueron significativamente diferentes. El promedio de las temperaturas de éstas fue de 31.2°C (± 3.7 , mín. 23.3 máx. 35.3), y el de las gestantes de 30.9°C (± 0.9664 , mín. 29.2 máx. 32.5), este promedio tampoco difiere significativamente del de la temperatura corporal media observada para las hembras no gestantes en el campo, la cual fue de 28.1°C (± 1.7182 , mín. 25.9 máx. 30.1). Según la prueba post hoc de Nemenyi (Zar, 1999), únicamente se encontraron diferencias significativas de todos los registros de temperatura corporal con las temperaturas observadas para las lagartijas gestantes en campo (prueba de Kruskal-Wallis H 3, N= 36= 26.6050; $p = <0.001$), cuyo promedio de temperatura corporal fue de 16.7° C (± 0.7349 , mín. 15.9, máx. 18.1), (Fig.11).

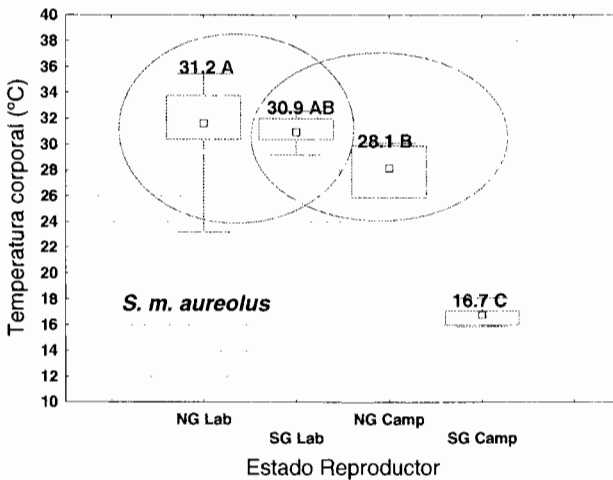


Figura 11. Variación y diferencias entre las temperaturas corporales seleccionadas por las hembras gestantes (sg) y no gestantes (ng) de *S. m. aureolus* en laboratorio y campo.

El promedio de temperaturas corporales seleccionada en laboratorio por las hembras no gestantes pertenecientes a la especie *S. macdougalli* fue de 25.6°C (± 2.7 , mín. 22.7, máx. 33.3). No difirió significativamente del promedio observado en las temperaturas corporales de las lagartijas gestantes en las mismas condiciones, el cual fue de 26.4°C (± 2.76 , mín. 20.7, máx. 30.4), (Fig. 12). Las lagartijas no gestantes de esta especie seleccionaron en campo temperaturas corporales de 31.5°C (± 0.93 , mín.30, máx. 33), que difirieron significativamente de las temperaturas registradas en campo para las lagartijas gestantes 33.2°C (± 0.85 mín. 31.2, máx. 34.1) (Fig. 12).

La temperatura corporal registrada para *S. macdougalli* en campo fue significativamente diferente de los registros obtenidos en laboratorio según el resultado de la prueba de Kruscall-Wallis ($H_3, N= 48= 30.7234; p= 0.0000$). Se aplicó la prueba de Nemenyi (Zar, 1999) para distinguir las posibles diferencias entre las temperaturas registradas en campo y en laboratorio por las hembras gestantes y no gestantes y (Fig. 12).

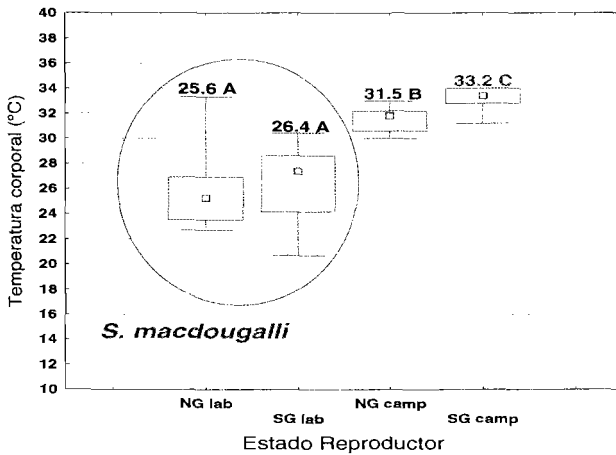


Figura 12. Variación y diferencias entre las temperaturas corporales seleccionadas por las hembras gestantes y no gestantes de *S. macdougalli* en laboratorio y campo.

De acuerdo al resultado obtenido de la prueba de Kruskal-Wallis, (H_3 , $N= 40= 3.909802$; $p= 0.2714$), no se encontraron diferencias significativas en la temperatura corporal registrada en campo y en laboratorio para las hembras gestantes y no gestantes de la lagartija *S. serrifer* (Fig. 13). Las hembras no gestantes de esta especie en laboratorio seleccionaron una temperatura corporal de 28.5°C (± 3.28 mín. 23.2 máx. 33.4), las cuales no tuvieron diferencias significativas con los 27.3°C (± 2.43 mín. 24.2 máx. 31.7) observados en las hembras gestantes en laboratorio (Fig. 13).

En el campo, las hembras no gestantes de esta especie registraron una temperatura corporal en promedio de 28.8°C (± 1.25 mín. 26.8 máx. 30.8), la cual tampoco tuvo diferencia significativas con la temperatura promedio de las lagartijas gestantes registradas en campo que fue de 29.3°C (± 1.48 mín. 28.0 máx. 32.4), (Fig. 13).

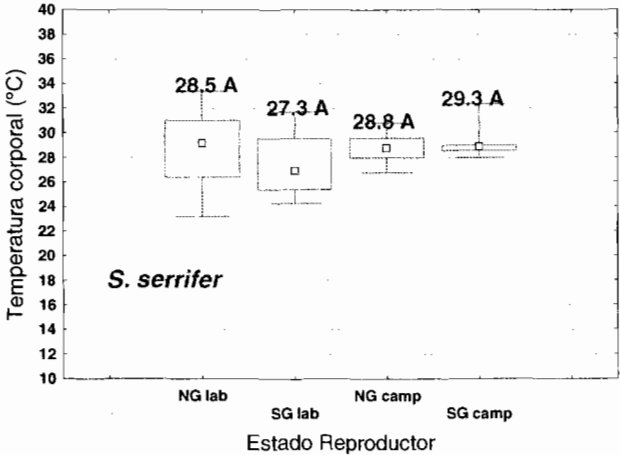


Figura 13. Temperaturas seleccionadas en laboratorio y su variación, así como las registradas en campo por las hembras gestantes y no gestantes de la lagartija *S. serrifer*.

Selección de temperaturas corporales en campo entre especies y estado reproductor

El Análisis de Varianza de dos vías con factores completamente aleatorizados (tratamientos: especie, bloque: estado reproductor) demostró la existencia de diferencias significativas entre la temperatura corporal registrada en campo para las hembras de *Sceloporus mucronatus aureolus* y *Sceloporus serrifer* en relación a la encontrada en *Sceloporus macdougalli* ($F_{2,53}= 285.28$; $p < 0.001$). De igual modo se hallaron diferencias significativas entre la temperatura de las hembras gestantes y no gestantes de las especies *S. m. aureolus* y *S. macdougalli*, ($F_{1,53}= 79.73$; $p < 0.001$), lo cual no sucedió para *S. serrifer*. La interacción entre especie y estado reproductor también resulto ser significativa ($F_{2,53}= 142.95$; $p < 0.001$). Los datos obtenidos en campo cumplieron con los requisitos de independencia, normalidad (K-S $d= 0.25175$; $p < .20$) y homocedasticidad (prueba de homogeneidad de varianzas de Levene $F= 1.752862$; $p= 0.141157$). Para conocer que especies y estados reproductores dentro de estas fueron diferentes entre sí se uso el estadístico de Tukey para datos desbalanceados (Zar, 1999).

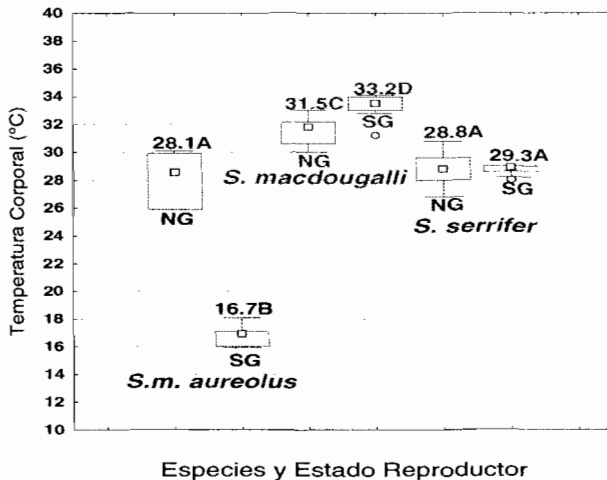


Figura 14. ANDEVA para las temperaturas corporales (t_b) registradas en campo por las hembras no gestantes (NG) y gestantes (SG) de las tres especies.

Selección de temperaturas corporales en laboratorio entre especies y estado reproductor

El Análisis de Varianza de dos vías con un factor fijo (estado reproductor) y un factor aleatorizado (especie) para las temperaturas corporales registradas por las tres especies en laboratorio (t_{sel}), muestran diferencias significativas entre las especies *S. m. aureolus* y *S. macdougalli*, en ambos estados reproductores, mientras que las t_{sel} por las hembras gestantes de *S. serrifer* solo fueron significativamente diferentes de las seleccionadas por las hembras gestantes y no gestantes de *S.m. aureolus* ($F_{2,71} = 20.618$; $p < 0.001$). No se encontró diferencia entre las t_{sel} por las hembras gestantes y no gestantes dentro de cada especie, y las temperaturas seleccionadas por las hembras no gestantes de *S. serrifer* no difirieron del resto de las especies y sus estados reproductivos ($F_{1,71} = 0.121$; $p = 0.7295$), la interacción entre la especie y su estado reproductor no fue significativa ($F_{1,71} = 0.810$; $p = 0.4494$). Fue empleado el estadístico de Tukey para datos desbalanceados para determinar las diferencias entre especies y/o estados reproductores (Zar, 1999). Los datos fueron independientes, normales (K-S $d = 0.12008$; $p > 0.20$) y homocedásticos (prueba de Levene $F = 1.9166$; $p = 0.1035$).

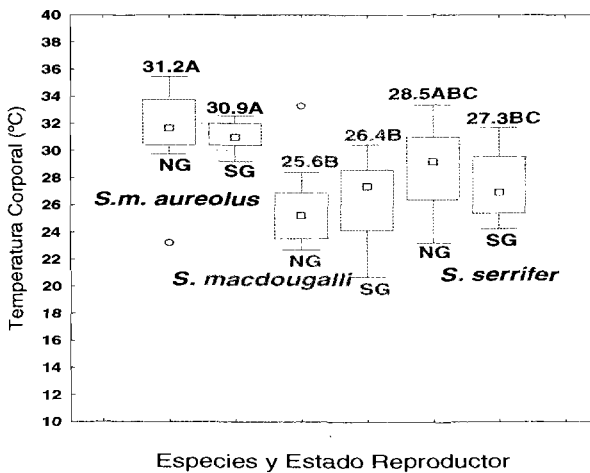


Figura 15. ANDEVA para las temperaturas corporales seleccionadas en laboratorio (t_{sel}) por las hembras no gestantes (NG) y gestantes (SG) de las tres especies.

Temperaturas Operativas (t_e)

De acuerdo con el ANDEVA completamente aleatorizado que se aplicó (tratamientos: especies, bloques: estado reproductor), se encontraron diferencias significativas en las t_e disponibles para las lagartijas de la especie *S. m. aureolus* no gestantes, con respecto a las disponibles para *S. serrifer* y *S. macdougalli* en estado de gestación o no reproductivas. Las temperaturas operativas que experimentan las lagartijas *S. macdougalli* no gestantes, fueron significativamente diferentes de las registradas para *S. serrifer* gestantes y no gestantes ($F_{2,80} = 8.01$, $p < 0.001$), (Fig 16). Las diferencias mencionadas antes fueron establecidas con base en la prueba de Tukey para datos desbalanceados (Zar, 1999). Las hembras gestantes de *S. macdougalli* y de *S. serrifer* experimentan t_e significativamente superiores que las que encuentran cuando no están gestantes, ($F_{1,80} = 57.79$; $p < 0.001$), lo que no fue el caso de *S.m.aureolus* (Fig 16). La interacción entre la especie y el estado reproductor también fue significativa ($F_{2,80} = 5.00$; $p < 0.001$). Los datos tuvieron independencia, normalidad (K-S $d = 0.1194$; $p > .20$) y homocedasticidad (prueba de Levene $F = 2.0231$; $p = 0.08497$).

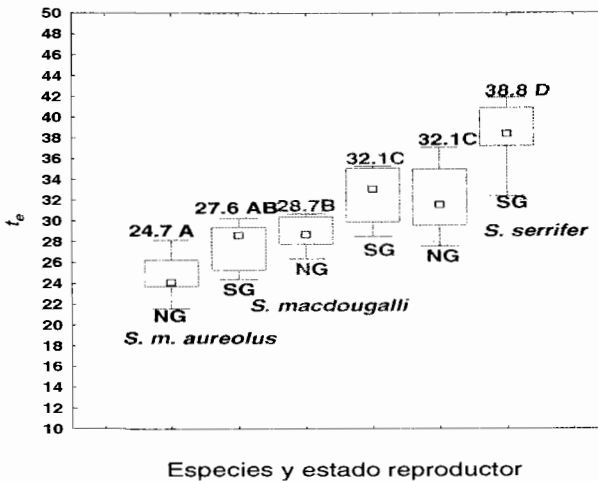


Figura 16. Temperaturas operativas (t_e) y su variación para las lagartijas de las tres especies y condición reproductora.

Índice de calidad térmica del hábitat

La calidad térmica del ambiente disponible para las lagartijas de las especies *S. m. aureolus* y *S. macdougalli* no fue significativamente diferente entre estas ni entre sus estados reproductivos, tampoco difirió de la calidad térmica del hábitat disponible para las hembras no gestantes de *S. mucronatus aureolus* (Fig. 17).

El índice de calidad térmica (d_e) observado para las tres especies y para cada uno de sus estados reproductores de acuerdo con la prueba de análisis de Kruskal-Wallis, solo difirió significativamente en la calidad térmica del hábitat para la especie *S. serrifer* durante su estado de gestación ($H_5, N= 80= 43.5512$; $p < 0.001$), (Fig. 17).

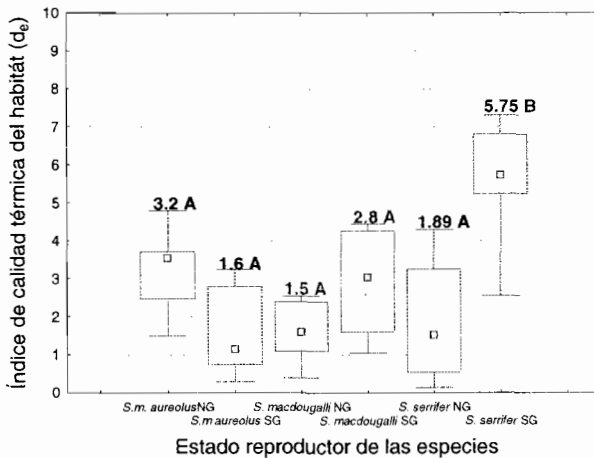


Figura 17. Muestra la variación en el índice de calidad térmica del hábitat disponible para las tres especies y entre sus estados reproductores.

Índice de precisión termorreguladora

El índice de precisión termorreguladora (d_b) varió entre las especies y entre su estado reproductor. La precisión termorreguladora de las lagartijas *S. m. aureolus* y *S. macdougalli* es de baja a moderada y presenta diferencias significativas con *S. serrifer*, la cual presentó una mayor precisión termorreguladora tanto en estado reproductor como en estado no reproductor.

S. m. aureolus también presenta diferencias significativas en su precisión termorreguladora entre su periodo no gestante y de gestación, siendo en este último mucho menos precisa para conseguir temperaturas corporales adecuadas $H(5, N = 45.25; p < 0.001)$, (Fig. 18).

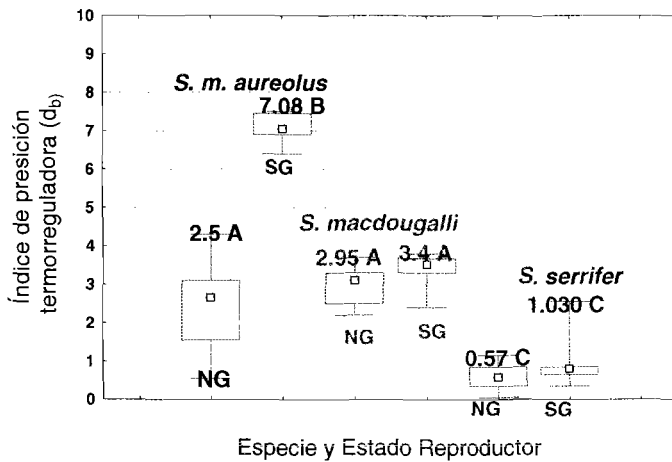


Figura 18. Muestra la variación en el índice de precisión en la termorregulación (d_b) para las tres especies y entre sus estados reproductores.

Índices de termorregulación y distribución de las temperaturas

La temperatura corporal (t_b) media de las hembras de *S. m. aureolus* durante el verano (época de no gestación) fue de 28.1°C, y fue más alta que la temperatura operativa promedio (t_e) 24.7°C disponible en el microhábitat que utiliza esta lagartija durante su horario de actividad diaria. El intervalo de distribución tanto de las temperaturas corporales como el de las temperaturas operativas fue amplio, la temperatura corporal de las lagartijas en campo (t_b) estuvo más cercana a la temperatura seleccionada en laboratorio (t_{sel}) $X=31.2^\circ\text{C}$, que a la temperatura operativa (t_e), lo cual sugiere actividad termorreguladora por parte de las hembras de esta especie cuando no se encuentran gestantes a pesar de que la calidad térmica del ambiente en esta época es de moderada a mala ($d_e = 3.25$), (Fig.19).

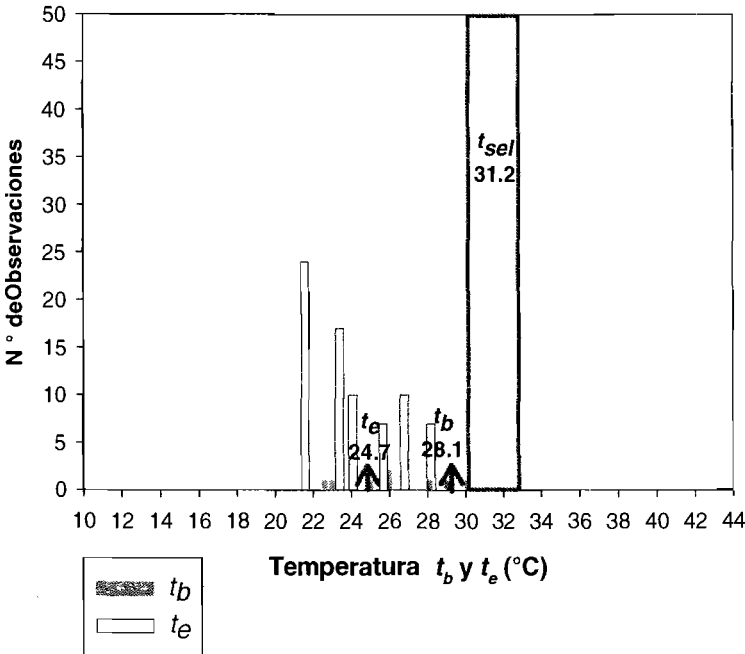


Figura 19. Distribución de temperaturas corporales (t_b) y operativas (t_e) para las hembras no gestantes de *S. m. aureolus* en verano.

Durante su periodo de gestación (invierno) se registró una temperatura corporal (t_b) media en campo de 16.7 °C para las hembras de la lagartija *S. m. aureolus*. La temperatura corporal fue más baja que la temperatura operativa (t_e) promedio 27.6 °C disponible en el microhábitat que estas lagartijas ocupan en las horas en que permanecen activas. El intervalo de distribución de las temperaturas operativas (t_e) fue mucho más amplio que el que se presentó para las temperaturas corporales (t_b). La temperatura corporal fue inferior a la temperatura seleccionada en laboratorio (t_{sel}) $X = 30.9$, y a la operativa (t_e) pero estuvo más cercana a esta última. Esto sugiere que las lagartijas gestantes de esta especie, no presentan actividad termorreguladora (Fig. 20). La calidad térmica del ambiente para las lagartijas gestantes es de moderada a buena ($d_e = 1.6$), pero la precisión y la efectividad termorreguladora de las lagartijas según los índices son bajas ($d_b = 7.085$; $E = -334\%$),.

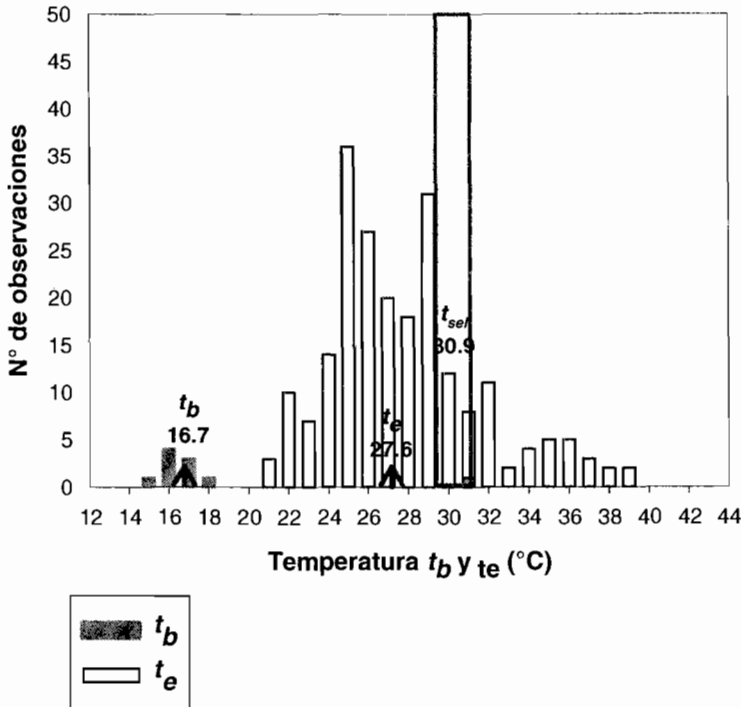


Figura 20. Distribución de temperaturas corporales (t_b) y operativas (t_e) para las hembras de *S. m. aureolus* durante su periodo de gestación (invierno).

La temperatura corporal promedio ($t_b = 31.5^\circ$) observada para las lagartijas de la especie *S. macdougalli* en el verano (periodo no reproductor), fue superior a la temperatura operativa media disponible en su periodo de actividad diaria ($t_e = 28.7$). El intervalo de distribución de la temperatura corporal fue más estrecho que el registrado para la temperatura operativa (Fig. 21).

La temperatura corporal promedio en campo (t_b) de los organismos, fue más cercana a la temperatura operativa (t_e), que a la temperatura seleccionada en laboratorio ($t_{sel} = 25.6^\circ\text{C}$). Lo cual aparentemente sugiere un comportamiento aleatorio en la selección del ambiente térmico disponible.

Sin embargo, el intervalo de distribución de la temperatura operativa fue amplio y les ofreció la posibilidad de seleccionar temperaturas corporales más cercanas a la temperatura seleccionada en laboratorio (Fig.21). El índice de calidad térmica del ambiente en la época no reproductora es de moderado a bueno ($d_e = 1.57$), en tanto que la precisión y la efectividad termorreguladora de las lagartijas son malas ($d_b = 2.95$; $E = -87.89\%$).

Probablemente las lagartijas presenten este comportamiento en su desempeño termorregulador a causa de la presencia de restricciones que les dificultan o impiden el acceso a sitios en donde pueden conseguir una t_b más parecida a la t_{sel} observada en el laboratorio (Fig.21).

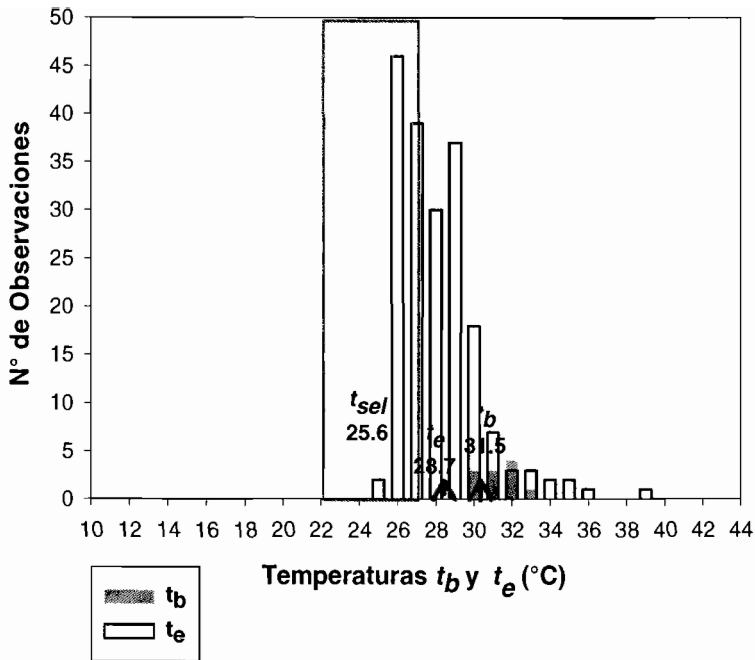


Figura 21. Distribución de temperaturas corporales (t_b) y operativas (t_e) para las hembras de *S. macdougalli* durante su periodo no reproductor.

El promedio de temperatura corporal ($t_b = 33.2\text{ C}^\circ$) observado para las lagartijas de la especie *S. macdougalli* en su periodo de gestación (invierno), fue significativamente más alto que la temperatura operativa promedio disponible durante su periodo de actividad diaria ($t_e = 32.1$). Al igual que cuando las lagartijas estuvieron gestantes, el intervalo de distribución de la temperatura corporal fue más estrecho que el de la temperatura operativa. La temperatura corporal promedio registrada en campo (t_b) para los organismos se encontró muy cercana a la temperatura operativa (t_e) disponible en su hábitat y fue superior a la temperatura seleccionada en laboratorio ($t_{sel} = 26.4\text{ C}^\circ$). Al igual que en el verano, el intervalo en el que se distribuyó la temperatura operativa, ofreció a las lagartijas la posibilidad de conseguir temperaturas corporales más parecidas a las temperaturas que seleccionaron en el gradiente térmico de laboratorio (Fig. 22). El índice de calidad térmica del ambiente durante su periodo de gestación es de calidad moderada ($d_e = 2.8$), en tanto que la precisión y la efectividad termorreguladora de las lagartijas son malas ($d_b = 3.4$;

$E = -21.42\%$). Posiblemente en esta época las restricciones de verano se mantengan e impidan a esta lagartija seleccionar una t_b más cercana a su t_{sel} (Fig.22).

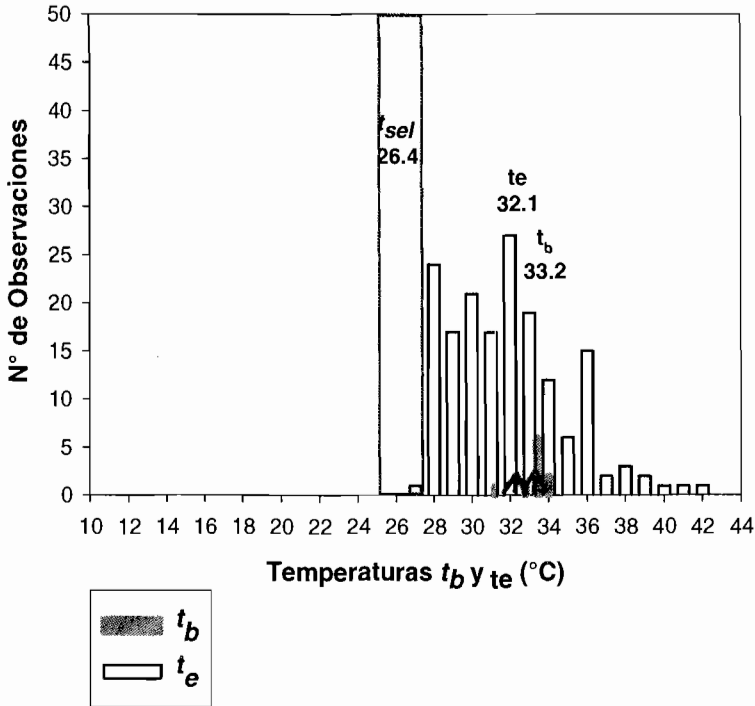


Figura 22. Distribución de temperaturas corporales (t_b) y operativas (t_e) para las hembras de la lagartija *S. macdougalli* en su periodo de gestación.

La lagartija *S. serrifer* tuvo un promedio de temperatura corporal en campo (t_b) de $28.8\text{ }^\circ\text{C}$ durante su periodo de no gestación, que fue muy cercano a la temperatura seleccionada por las lagartijas en el gradiente térmico de laboratorio ($t_{sel} = 28.5\text{ }^\circ\text{C}$). La temperatura operativa promedio (t_e) disponible para estos organismos a lo largo de su periodo diario de actividad fue más elevada ($t_e = 32.1\text{ }^\circ\text{C}$). El intervalo de distribución de la temperatura operativa fue más amplio y el de la temperatura corporal (t_b) de los organismos más estrecho (Fig. 23). El índice de calidad térmica del ambiente ($d_e = 1.89$), indica que ésta es de moderada a buena en la época en que las lagartijas no están gestantes. Por otra parte el índice de precisión termorreguladora ($d_b = 0.57$), nos

dice que las hembras no gestantes de esta especie presentan un comportamiento termorregulador muy preciso. El índice de efectividad termorreguladora ($E = 69.85$) indica que las lagartijas aprovechan un alto porcentaje de las oportunidades para termorregular que les brinda su ambiente (Fig. 23).

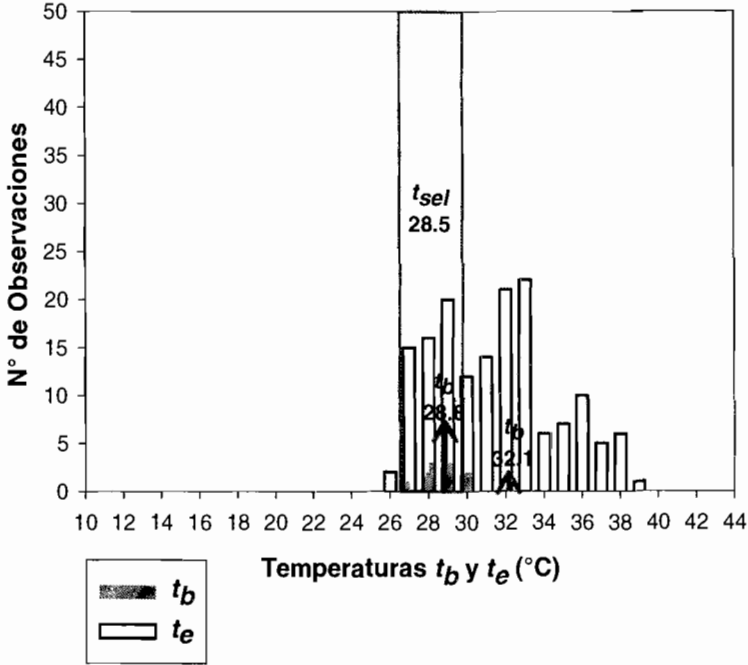


Figura 23. Distribución de temperaturas corporales (t_b), operativas (t_e) e intervalo de temperatura seleccionada en gradiente térmico de laboratorio para las hembras no gestantes de *S. serrifer* en verano.

S. serrifer registró durante su periodo de no gestación, una temperatura corporal promedio en campo (t_b) de 29.3 C°, la cual estuvo más cercana a la temperatura promedio seleccionada por las lagartijas en el gradiente térmico de laboratorio ($t_{sel} = 27.3^{\circ}\text{C}$) que a la temperatura operativa promedio observada para estos organismos en su horario de actividad, la cual fue mayor ($t_e = 32.1$).

El intervalo de distribución de la temperatura corporal (t_b) de las lagartijas fue más restringido y el de la temperatura operativa de los organismos

fue más amplio (t_e), y ofreció una gran disponibilidad de temperaturas por encima de los 36°C (Fig. 24).

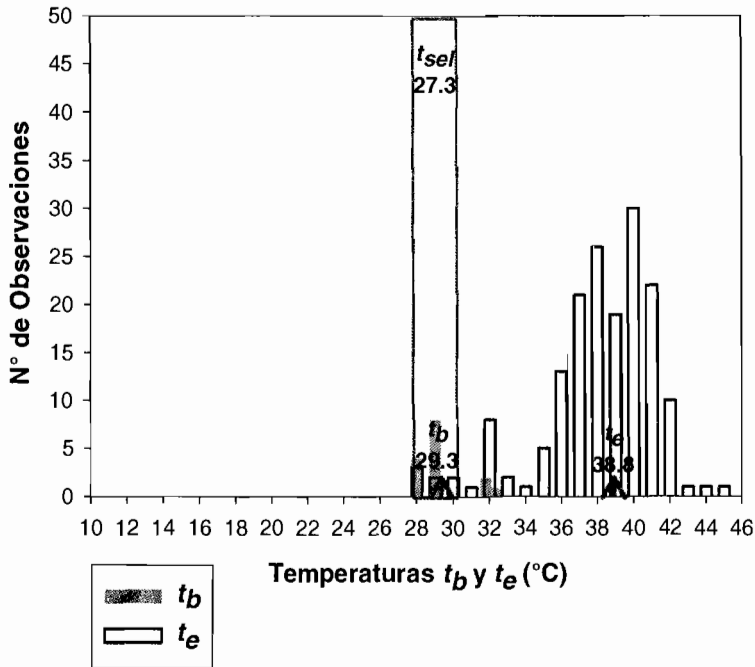


Figura 24. Distribución de temperaturas corporales (t_b), operativas (t_e) e intervalo de temperatura seleccionada en gradiente térmico de laboratorio para las hembras gestantes de *S. serrifer*.

La calidad térmica que el ambiente ofrece a las hembras de *S. serrifer* en su periodo de gestación es mala ($d_e = 5.75$), el resultado sugiere un ambiente con pocas oportunidades para que las lagartijas consigan una temperatura corporal adecuada para el óptimo desempeño de sus funciones fisiológicas. Sin embargo las lagartijas presentan una buena precisión termorreguladora ($d_b = 1.0$), además de una muy alta efectividad ($E = 82.61\%$), lo cual es indicio de que el estado de gestación en las hembras de esta especie posiblemente influya en las características de su desempeño termorregulador, aprovechando de manera óptima las escasas oportunidades que el ambiente les ofrece para lograr temperaturas corporales adecuadas para el desarrollo y condición de su descendencia.

Velocidad de Carrera

Entre las velocidades de carrera registradas para cada especie en estado de gestación y no gestantes en condiciones controladas en laboratorio, se encontró que según los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis H (5, N= 64= 16.62380; $p < 0.001$) solamente fue significativamente más alta la velocidad de las hembras de la especie *S. m. aureolus* cuando no se encontraron gestantes 89.6 cm./seg. (± 45.97 , mín. 28.8 máx. 167.6), (Fig. 25).

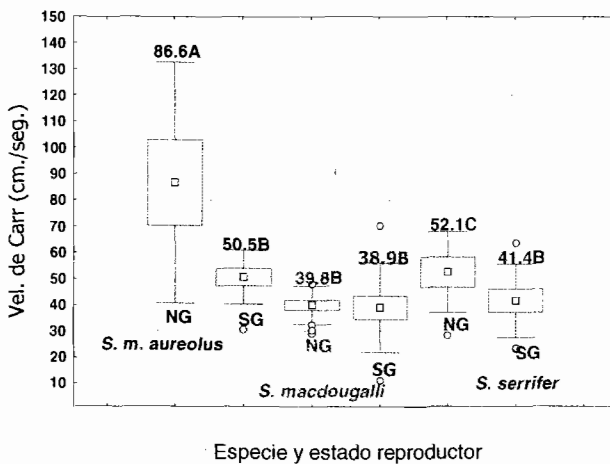


Figura 25. Velocidad de carrera para las tres especies en estado de no gestación (NG) y en estado de gestación (SG).

DISCUSIÓN

Calidad térmica del hábitat

La calidad térmica del hábitat puede definirse como la cantidad de sitios adecuados que un organismo ectotermo, como las lagartijas, puede encontrar en su ambiente, para conseguir su temperatura corporal preferida. El índice d_e propuesto por Hertz (1993), permite evaluar la heterogeneidad ambiental desde la perspectiva de los organismos. Un hábitat con $d_e = 0$ es térmicamente ideal, porque un animal puede encontrar siempre disponibles sitios adecuados para mantener su temperatura corporal preferida. En cambio, cuando el resultado del índice térmico presenta un valor alto, los sitios apropiados que ofrece el hábitat para que los animales alcancen su temperatura corporal preferida, son escasos. Este índice también es importante para calcular tanto los índices de precisión y de efectividad termoreguladora de los organismos (Hertz, 1992 y 1993).

En este trabajo se estudió la calidad térmica de los hábitats que ocupan tres especies de lagartijas vivíparas del grupo *torquatus*: *Sceloporus mucronatus aureolus*, *S. macdougalli* y *S. serrifer*, cuando se encuentran gestantes y no gestantes, para ofrecer una mejor explicación sobre sus preferencias térmicas, y para comprender como dos de estas especies *S. macdougalli* y *S. serrifer*, han logrado colonizar zonas de clima cálido, sin comprometer la viabilidad de su descendencia al encontrarse expuestas a temperaturas ambientales elevadas durante su periodo de gestación. Se utilizó como referente a *S. m. aureolus*, ya que habita en zonas templadas de gran altitud ($\geq 2500\text{m}$), y es en estos sitios en donde pudo tener origen la viviparidad en lacertilios según la hipótesis del clima frío (Shine, 1985).

Se encontró que la calidad térmica de sus respectivos hábitats, ofrece situaciones diferentes a las tres especies. En el caso de las lagartijas de zonas altas *S. mucronatus aureolus*, la calidad térmica de su hábitat fue de baja a moderada ($d_e = 3.25$), durante su periodo no reproductor (verano), a causa del

descenso de la temperatura ambiental provocado por las lluvias, lo que ocasiona que a las lagartijas les sea más difícil encontrar sitios para asolearse y elevar su temperatura corporal (Andrews *et al.*, 1999).

En el invierno cuando las hembras de *S. m. aureolus* estuvieron gestantes, la calidad térmica de su hábitat fue mejor ($d_e = 1.6$), ya que en las grandes altitudes de latitudes tropicales, la temperatura ambiental en la estación fría del año, no presenta un cambio significativo con respecto a la estación cálida (Janzen, 1967), y este periodo es el más seco del año (S.P.P., 1984b). De modo que los organismos dispusieron de un mayor número de sitios soleados en donde alcanzar su temperatura corporal preferida.

Al comparar la calidad térmica de los ambientes a grandes altitudes, con los de baja altitud, se observó que estos últimos, ofrecen un amplio mosaico de sitios que brindan la oportunidad para que las lagartijas que los ocupan logren sus temperaturas corporales preferidas en su periodo no reproductor. Por ejemplo, el ambiente que ocupan las hembras de la especie *S. macdougalli*, exhibe clima cálido predominante, pero su carga térmica se reduce debido a la abundante precipitación de la estación húmeda (julio a octubre) (INEGI, 1984c; SMN, 2003). Lo anterior, provoca el aumento de la heterogeneidad térmica ambiental. Por lo que las hembras no gestantes de *S. macdougalli*, dispusieron de un hábitat térmicamente diverso ($d_e = 1.57$) para conseguir sus temperaturas preferidas, aún sin termorregular.

Como en el caso de los sitios ocupados por *S. macdougalli*, las cargas térmicas ambientales en el hábitat que ocupan las hembras de *S. serrifer* no gestantes son menores durante la época de lluvias, a causa de la extensa cubierta vegetal que promueve una mayor heterogeneidad térmica del hábitat. Dando como resultado un hábitat térmicamente diverso ($d_e = 1.89$), que ofrece a las lagartijas de esta especie abundantes sitios en donde alcanzar sus temperaturas corporales preferidas.

En cambio, durante el periodo de gestación tanto las hembras de *S. macedougalli*, como las de *S. serrifer*, enfrentan condiciones climáticas diferentes. En el caso de la primera, la temperatura ambiental de su hábitat asciende significativamente en la etapa intermedia de su periodo de gestación, y la humedad ambiental disminuye (INEGI, 1984d). Este cambio climático, provoca la desaparición de la diversidad térmica ambiental disponible cuando no están gestantes, haciendo que la calidad térmica del hábitat se reduzca ($d_e = 3.4$), ofreciendo temperaturas más elevadas mayoritariamente. En consecuencia, el número de sitios adecuados para que las hembras gestantes mantengan su temperatura preferida es menor.

El periodo de gestación de las hembras de *S. serrifer*, transcurre de enero a abril (Rivera, 2001), durante el periodo más seco del año (S.P.P., 1984), y en el cual las temperaturas ambientales empiezan a elevarse como sucede en el caso de *S. macedougalli*. El incremento de la temperatura ambiental provoca el empobrecimiento de la calidad térmica de su hábitat ($d_e = 5.75$). Por lo tanto, las oportunidades para que las lagartijas logren su temperatura corporal preferida son muy escasas debido al aumento de la carga térmica del ambiente (Bauwens *et al.*, 1999).

Temperaturas corporales preferidas en campo y laboratorio y comportamiento termorregulador

Según estudios previos realizados en *S. jarrovi*, otra especie del grupo *S. torquatus*, las temperaturas corporales preferidas por estas lagartijas descienden cuando están gestantes, ya que las temperaturas que prefieren las hembras no gestantes, son perjudiciales para el desarrollo de la descendencia (Mathies y Andrews, 1997). Por dichas razones, se esperaba que las hembras gestantes de las tres especies analizadas en este estudio, presentaran temperaturas significativamente menores que las no gestantes. Aunque esta predicción solo se cumplió en *S. m. aureolus*.

Las hembras de *Sceloporus mucronatus aureolus*, que habitan en zonas altas de clima predominantemente frío, experimentan un descenso significativo en su temperatura corporal cuando se encuentran gestantes. Aún cuando la calidad térmica su hábitat les proporciona, como ya se mencionó, un mayor número de sitios soleados en donde alcanzar su temperatura corporal preferida.

El decremento de la temperatura corporal de las hembras gestantes de la especie *S. m. aureolus*, puede explicarse de acuerdo a dos hipótesis. La hipótesis del estrés térmico (Beuchat, 1986) y la hipótesis de la imposibilidad o impedimento (Shine, 1980). Ambas proponen que el factor que causa las bajas temperaturas corporales en las lagartijas del género *Sceloporus*, es encontrarse en estado de gestación (Beuchat, 1986 y 1987; Van Damme *et al.* 1989).

La primera hipótesis plantea que las temperaturas que presentan las hembras no gestantes (34-35°C), pueden tener efectos perjudiciales sobre el desarrollo y crecimiento de los embriones y sobre la condición de los neonatos (Beuchat, 1986). Por ejemplo, las hembras gestantes de *Sceloporus jarrovi* (del grupo *S. torquatus*) sometidas a temperaturas de entre 34° y 35° C produjeron crías con talla inferior, menor velocidad y precaria resistencia física, respecto a las crías de lagartijas sometidas a tratamientos con exposición a temperaturas corporales menores (Mathies y Andrews 1997). Por otra parte, la hipótesis de la imposibilidad, argumenta que las bajas temperaturas corporales de las hembras gestantes, son consecuencia del aumento de peso causado por el desarrollo y crecimiento embrionario intrauterino. Está condición, les dificulta moverse en busca de sitios en donde tengan la posibilidad de lograr temperaturas corporales más elevadas (Shine, 1980; Braña 1993), ya que la temperatura corporal en lagartijas está principalmente determinada por la temperatura del sustrato y del aire, que ocupen (Huey, 1989). Y por el tiempo que sean capaces de mantener su temperatura corporal preferida (Grant y Dunham, 1990).

La dificultad para desplazarse de las lagartijas gestantes de *S. m. aureolus* se manifiesta al reducirse su velocidad alrededor de 50%, comparadas

con las no gestantes, de acuerdo con las pruebas realizadas. Lo cual indica que sus bajas temperaturas corporales en campo, se deben a la pérdida de velocidad producida por el aumento de peso, debido al desarrollo embrionario intrauterino. Lo que les ocasiona baja movilidad, impidiéndoles buscar sitios adecuados en donde asolearse, para conseguir temperaturas corporales mayores. Otro factor que puede contribuir a su baja movilidad es que al perder velocidad son más vulnerables a los ataques de depredadores (Bauwens y Thoen, 1981; Shine, 2003).

Sin embargo, en el gradiente térmico de laboratorio, las hembras gestantes seleccionaron temperaturas corporales que no tuvieron diferencias significativas con las registradas en campo por las hembras no gestantes, sin llegar a niveles deletéreos para sus descendientes. Las temperaturas corporales registradas en campo, para las hembras gestantes de *S. m. aureolus* apoyan la hipótesis de la imposibilidad. Revelando que si las hembras gestantes de esta especie tienen suficientes oportunidades para conseguir temperaturas corporales más elevadas fácilmente y no implica riesgos lo hacen, como sucede en el caso de *S. grammicus* (Andrews *et al.*, 1997), pero sin rebasar los límites deletéreos para su camada. Cabe mencionar que las hembras gestantes y no gestantes de *S. m. aureolus*, utilizadas en este estudio, prefieren siempre que les es posible termorregular ya sea en campo o en laboratorio, a temperaturas corporales inferiores a las que han sido reportadas para otras especies del género, e incluso de su grupo (Andrews, 1998).

Al encontrarse impedidas para acceder a sitios en donde termorregular por el aumento de peso, las lagartijas gestantes de esta especie no fueron capaces de seleccionar sus temperaturas preferidas activamente en el campo, y en consecuencia presentaron baja precisión (d_b) y efectividad (E) termorreguladora. El primer índice, evalúa el grado al cual los animales experimentan temperaturas corporales diferentes a sus preferidas. Si el resultado del índice es alto, la precisión es baja, pues la temperatura corporal promedio de campo, es diferente que la seleccionada en laboratorio. El índice

de efectividad mide que tan hábiles son los organismos para mantener su temperatura corporal seleccionada, ya sea por comportamiento termorregulador o por que las condiciones del ambiente se los permiten (Hertz, 1993). Las hembras no gestantes fueron moderadamente precisas y efectivas para termorregular, a pesar de no estar impedidas por el peso de su camada, porque su ambiente en ésta época les ofrece pocos sitios soleados en donde alcanzar su temperatura corporal preferida, debido a la precipitación pluvial propia del verano que provoca el descenso de la temperatura ambiental en las grandes altitudes de latitudes tropicales (Janzen, 1967).

Las lagartija de zonas cálidas *S. macdougalli* presenta en campo durante su periodo de gestación (enero-abril) temperaturas corporales significativamente más elevadas (las cuales encuentran en el límite térmico de 34° C que perjudica a su descendencia), que las registradas por las hembras no gestantes, lo que contradice los supuestos de la hipótesis del estrés térmico (Beuchat, 1986). Sin embargo, las hembras gestantes de *S. macdougalli* no seleccionan activamente esas temperaturas, pues los resultados de los índices de precisión y efectividad termorreguladora muestran que presentan comportamiento termoconformista, ya que las temperaturas seleccionadas por los animales en el gradiente térmico de laboratorio son significativamente inferiores a las de campo, de modo que su temperatura corporal refleja las temperaturas disponibles en los espacios que ocupa (Van Berkum, 1986).

A pesar de que la cálidad térmica de su hábitat no es buena, debido al aumento de la temperatura ambiental, las lagartijas gestantes disponen en su hábitat de espacios adecuados en donde conseguir temperaturas corporales inferiores que les permitirían evitar que sus descendientes se encontraran expuestos a temperaturas cercanas a las deletéreas para ellos. Sin embargo, las hembras gestantes de esta especie no hacen uso de estos espacios, posiblemente debido a los costos que les implicaría utilizarlos, como las interacciones sociales con individuos de su misma especie (territorialidad), competencia por espacio con otras especies (Huey, 1991; Scheers y Van

Damme, 2002), la exposición a depredadores (Downes y Bauwens, 2002) y la disponibilidad del alimento que consumen (Hertz, 1993).

En el contexto de la hipótesis de la imposibilidad física, las lagartijas gestantes de la especie *S. macdougalli*, por lo general se encuentran expuestas a temperaturas corporales elevadas. A pesar de ser lentas en cualquier estado reproductor, dadas las altas temperaturas que ofrece la calidad térmica de su hábitat. Al contrario de las lagartijas de zonas altas, que se encuentran impedidas por factores intrínsecos para elegir temperaturas más altas, estas lagartijas parecen estar impedidas por factores extrínsecos (como los ya mencionados), para seleccionar temperaturas corporales menores.

En campo las lagartijas presentan temperaturas corporales significativamente menores que las gestantes. Pero siguen presentando conducta termoconformista. Ya que al igual que en su periodo de gestación, su precisión y efectividad termorreguladora son bajas, al ser la temperatura corporal registrada en campo, significativamente mayor que la seleccionada en el gradiente térmico de laboratorio. Las lagartijas no gestantes conservan comportamiento termoconformista a pesar de que pueden encontrar un mayor número de sitios adecuados para seleccionar activamente su temperatura corporal que cuando están gestantes. Su conducta termoconformista se debe a que los costos, como las interacciones intra e interespecíficas, la presión por parte de depredadores y la disponibilidad de alimentos persisten, impidiendo que las hembras no gestantes, al igual que ocurre cuando están gestantes, hagan uso de los sitios disponibles para termorregular.

En el gradiente térmico de laboratorio, las temperaturas corporales de las hembras de *S. macdougalli*, en ambos estados reproductores, presentaron un abrupto descenso al compararlas con las observadas en campo. Este cambio fue significativo, lo que por un lado indica que sus temperaturas corporales preferidas en realidad son mucho menores que la que exhiben en campo, y que la serie de factores mencionados antes no les permiten conseguir. No obstante,

puede existir la posibilidad de que quizá la temperatura seleccionada en laboratorio fue subestimada, ya que a pesar de que los organismos dispusieron de agua y alimentos en abundancia y se imitaron lo más cercanamente posible a las condiciones de su hábitat en sus encierros, las lagartijas de *S. macdougalli* tal vez sean más sensibles al cautiverio que otras especies, el cual pudo causarles estrés provocando una leve deshidratación, y los organismos ectotermos pueden mostrar temperaturas corporales bajas cuando se encuentran deshidratados, aún minimamente (Crowley, 1987).

Las hembras de *S. macdougalli*, presentaron conducta termoconformista en ambos estados reproductores. Aunque cabe la posibilidad de que los organismos presenten movimientos rápidos y de poca distancia, entre el mosaico de sol y sombras que les provee su hábitat. Y de esta manera, su temperatura corporal no refleje la temperatura operativa experimentada en su sitio de percha, sino la temperatura operativa promedio entre el mencionado mosaico, de manera que, potencialmente estarían utilizando también las temperaturas cercanas a su temperatura seleccionada en laboratorio. Esto podría enmascarar un mecanismo de actividad termorreguladora (Adolph, 1990; Hertz, 1992).

El periodo de gestación de las hembras de *S. serrifer*, transcurre de enero a abril (Rivera, 2001). Periodo más cálido y seco del año (S.P.P., 1984), lo que provoca el aumento de las temperaturas operativas (d_e), y la escasez de sitios en donde los animales seleccionen temperaturas corporales inferiores. La carga térmica del ambiente ($\geq 35^\circ\text{C}$), origina que la temperatura operativa (t_e), sobrepase durante la mayor parte del día la temperatura preferida por las lagartijas en el gradiente térmico de laboratorio (t_{sel}).

Los reptiles pueden emplear diversas estrategias de comportamiento termorregulador para mantener sus temperaturas corporales preferidas y evitar daños a su descendencia, una de éstas es moverse entre los sitios soleados y con sombra que existan en su hábitat (Adolph, 1990; Hertz, 1992), o al

aproximarse las horas de calor intenso, pueden usar estrategias consideradas extremas, como permanecer ocultos en sus refugios la mayor parte del día (Van Damme *et al.*, 1987; Grant y Dunham, 1988, Bauwens, 1999). Las hembras gestantes de *S. serrifer* utilizan ambas estrategias lo que les permite conservar su temperatura corporal (t_b) cercana a la temperatura seleccionada en el gradiente térmico de laboratorio (t_{sel}), evadiendo las temperaturas operativas extremadamente altas, y manteniendo su temperatura corporal por debajo de 34°C, (como lo menciona la hipótesis del estrés térmico), sobre la cual, los embriones de las especies vivíparas de este género, sufren efectos severos en su condición y tasa de sobrevivencia (Beuchat, 1986; Mathies y Andrews, 1997).

Estas lagartijas aprovechan las condiciones térmicas que encuentran en el exterior de las albarradas al amanecer y al crepúsculo, seleccionando las temperaturas operativas (t_e) ofrecidas por las partes expuestas de las rocas que conforman las albarradas, las cuales corresponden a sus temperaturas seleccionadas en laboratorio (t_{sel}), y el resto del día permanecen ocultas en sus refugios de las albarradas. Este patrón de comportamiento, concuerda con la conducta descrita para lagartijas que habitan en zonas semidesérticas con temperaturas ambientales muy altas. Dichas especies presentan actividad sobre el suelo o la superficie de rocas o plantas, únicamente están activas bajo las ramas y hojas de las plantas en donde se refugian. Estos sitios les proporcionan temperaturas adecuadas, alimento y protección contra depredadores (Bauwens, 1999; Hatano *et al.*, 2001). Las hembras gestantes de *S. serrifer*, son altamente precisas y efectivas para conseguir y mantener sus temperaturas corporales preferidas, como lo demuestran los resultados de los índices de precisión y efectividad termorreguladora.

Las hembras no gestantes de *S. serrifer* presentan actividad durante la mayor parte del día y ya no permanecen ocultas en sus refugios, pues la carga térmica ambiental es menos alta que en su época reproductora, Permitiéndoles conseguir una temperatura corporal (t_b) cercana a la seleccionada en

laboratorio (t_{sei}). Utilizando únicamente, la estrategia de moverse entre el mosaico de sitios soleados y sombras de las albarradas, que brindan a los organismos la oportunidad de mantener su t_b en el intervalo adecuado.

Las albarradas además, les proporcionan refugio a las lagartijas, contra posibles depredadores, como sucede con las lagartijas de la especie *S. undulatus* (Grover, 1996). No obstante, el número de organismos activos disminuyó al medio día, pues las temperaturas operativas disponibles en el exterior, excedieron los límites de temperatura corporal (34-36°C) descritos como tolerables para las lagartijas del género *Sceloporus* (Brattstorm, 1965). Las lagartijas no gestantes, siguen siendo precisas y efectivas para conseguir y mantener sus temperaturas corporales preferidas. Como lo demuestran los resultados de los índices de termorregulación, y el hecho de que entre la temperatura corporal registrada en el campo, y la temperatura seleccionada en el gradiente térmico de laboratorio, no existan diferencias significativas (Hertz, 1993).

Invasión a zonas cálidas

Los lacertilios que habitan en zonas de clima frío compensan la deficiencia de sitios adecuados en donde alcanzar su temperatura corporal preferida empleando comportamiento termorregulador (Van Damme *et al.*, 1987). Durante el verano en las zonas de gran altitud, *S. m. aureolus* está restringida por la escasez de sitios soleados para alcanzar temperaturas corporales mayores, pero al no encontrarse imposibilitada por la pérdida de velocidad que causa el aumento de peso debido al crecimiento intrauterino de su descendencia, se moviliza en busca de espacios en donde le sea posible alcanzar su temperatura corporal preferida y así compensan las deficiencias de su ambiente. En el invierno al encontrarse imposibilitadas, aceptan las temperaturas que les ofrecen sus refugios. A pesar de que la calidez térmica de su ambiente les ofrezca bastantes sitios disponibles para lograr su temperatura corporal preferida.

Las lagartijas vivíparas del grupo *S. torquatus*, han logrado adecuarse a climas cálidos de bajas altitudes, que no siempre ofrecen heterogeneidad térmica ni fácil acceso a las oportunidades para seleccionar temperaturas corporales preferidas, mediante la utilización de estrategias en las que al igual que *S. m. aureolus* incluyen termoconformismo y comportamiento termorregulador, pero expresados de manera diferente.

Por una parte, *S. serrifer* al habitar en un ambiente cálido con restricciones para conseguir temperaturas corporales menores de 34°C en estado de gestación y de 36°C cuando no se encuentra gestante, utiliza estrategias termorreguladoras con alta precisión y efectividad, que le permiten mantener su temperatura corporal preferida, la cual no tuvo diferencias significativas con la que presentan las lagartijas de zonas frías de gran altitud *S. m. aureolus*, cuando no se encuentran impedidas para seleccionar su temperatura corporal preferida. *Sceloporus mucronatus aureolus* y *S. serrifer* son lagartijas que emplean estrategias termorreguladores para alcanzar sus temperaturas corporales preferidas, no obstante las restricciones que les impone la calidad térmica de sus respectivos hábitats, como se ha reportado para otras especies de lacertilios del género como *S. occidentalis* y *S. graciosus* (Adolph, 1990), así como para *Psammodromus algirus*, especie perteneciente a otro género (Díaz, 1997).

En contraparte, la oferta térmica, del espacio que ocupa *S. macdougalli* dentro de su hábitat, le permite mantener su temperatura corporal en el intervalo que ha sido señalado como adecuado para el desempeño de los procesos fisiológicos en especies de su mismo grupo y género (Beuchat, 1986; Beuchat y Ellner, 1987; Mathies y Andrews, 1995). La temperatura corporal de esta lagartija es el reflejo de la temperatura operativa que su hábitat le ofrece, por lo que al parecer se encuentra en equilibrio con las características térmicas de su hábitat y presenta una conducta termoconformista.

CONCLUSIONES

- ❖ La cálida térmica de los ambientes cálidos y templados, ofrece condiciones distintas a las especies que los ocupan, provocando que cada una de ellas emplee mecanismos diferentes para alcanzar sus temperaturas corporales preferidas en estado reproductor y no reproductor.
- ❖ Las lluvias de verano en las grandes altitudes, provocan el descenso de la temperatura ambiental, ocasionando que las hembras no gestantes de *Sceloporus mucronatus aureolus* empleen un comportamiento termorregulador, para alcanzar sus temperaturas corporales preferidas, como el movilizarse en busca de sitios de asoleo.
- ❖ La baja movilidad de las hembras gestantes de *S. m. aureolus*, debida al aumento de peso intrauterino de su descendencia provoca que sus temperaturas sean más bajas en comparación a las no gestantes, a pesar de que en esta época disponen de más sitios de asoleo que les permitirían lograr temperaturas más elevadas.
- ❖ Las temperaturas corporales preferidas por las hembras de *S. m. aureolus* son menores que las reportadas para otras especies del grupo *S. torquatus* sin importar si se encuentran gestantes o no gestantes
- ❖ El ambiente térmico de *S. macdougalli* ofrece tanto a las hembras gestantes como a las no gestantes, disponibilidad de sitios en donde alcanzar la temperatura corporal que selecciono en laboratorio, pero no lo hacen debido a las interacciones inter e intra específicas, como competencia, depredación y disponibilidad de alimentos.

- ❖ Las hembras de *S. macdougalli* presentan comportamiento termoconformista en cualquier estado reproductor.

- ❖ Las temperaturas operativas a las que están expuestas las hembras de *S. macdougalli* durante su periodo de gestación no superan el límite térmico que perjudica a su descendencia.

- ❖ La calidad térmica del hábitat ocupado por *S. serrifer* le ofrece abundantes sitios en donde alcanzar su temperatura corporal preferida cuando no está gestante. Sin embargo estos disminuyen. al aumentar la temperatura ambiental durante su periodo de gestación.

- ❖ Las hembras gestantes y no gestantes de *S. serrifer*, mantienen su temperatura corporal sin cambios significativos, e inferiores al nivel deletéreo para sus descendientes, tanto en campo como en laboratorio, debido a que emplean estrategias termorreguladores altamente efectivas.

- ❖ El arreglo de las bardas de roca acomodada (espacios sombreados entre roca y roca) permite a las hembras gestantes de *S. serrifer* evadan las horas de calor más intenso, para conservar su temperatura corporal preferida sin cambios significativos.

- ❖ Las lagartijas vivíparas del grupo *S. torquatus* han conseguido adecuarse a zonas de clima cálido, empleando comportamiento termoconformista por parte de *S. macdougalli* y termorregulación altamente precisa y efectiva en el caso de *S. serrifer*.

Literatura Citada

Adolph, S., 1990. Influence of Behavioral Thermoregulation on Microhabitat Use by Two *Sceloporus* Lizards. *Ecology* 71(1) pp. 315-327.

Adolph, S. and W. Porter, 1993. Temperature Activity and Lizard Life Histories. *The American Naturalist* 142 (2) pp. 273-295.

Álvarez, T. y P. Huerta, 1973. Notas sobre *Sceloporus mucronatus* (Reptilia: Iguania) en México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N.* 20: 177-184.

Andrews, R.M. and B.R. Rose, 1994. Evolution of viviparity: constraints on egg retention. *Physiological Zoology* 67: pp 1006-10024.

Andrews, R. M., F. R. Méndez-De La Cruz y M. Villagrán-Santa Cruz. 1997, Body Temperatures of Female *Sceloporus grammicus*: Thermal Stress or Impaired Mobility? *Copeia* 1: 108-115.

Andrews, R.M., 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology* 23 (6) pp. 329-334.

Andrews, R.M., F. R. Méndez-De La Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y F. Rodríguez-Romero, 1999. Field and select body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 33 (1) 93-100.

Andrews, R.M., y T. Mathies, 2000. Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. *BioScience* 50 (3) pp. 227-237.

Andrews, R.M., 2004. Embryonic development pp 75-102. in Deeming D.C. (ed), Reptilian incubation: environment evolution and behavior. Nottingham University Press, U.K. Chapter 4.

Avery R.A., 1982. The role of thermoregulation in a lizard biology: predatory: Efficiency in a Temperate Diurnal Basker. *Behav.. Ecol. Sociobiol.* 11: 261-267.

Bakken, 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32: 194-216.

Bauwens D. y C. Thoen, 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associates with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 50 pp. 733-743.

Bauwens D., P. E. Hertz y A. M. Castilla, 1996. Thermoregulation in Lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77 (6): 1818-1830.

Bauwens, D., 1999. Field body temperatures, activity levels and opportunities for thermoregulation in a extreme microhabitat specialist, the girdled lizard (*Cordylus macropholis*). *Journal of Zoology* 249: 11-18.

Brattstorm, B.H., 1965 Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist* 73: 376-422.

Beuchat C.A., 1986. Reproductive influences on the thermoregulator behavior of a live-bearing lizard. *Copeia* (4) 971-979.

Beuchat, C.A. y S. Ellner, 1987. A quantitative test of life history theory: Thermoregulation by viviparous lizard. *Ecological Monographs* 57 (1) 45-60.

Beuchat C.A., 1989. Patterns and frequency of activity in a high altitude population of the iguanid lizard *S. jarrovi* *Journal of Herpetology* 23 pp152-158.

Bogert, C.M., 1949. Thermoregulation and ecritic body temperatures in mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, México*. 20: pp. 415-426.

Braña, F., 1993. Shifts in body temperature and escape behavioral of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *OIKOS* 66 pp. 216-222.

Christian K. A. y B. Weavers, 1996. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs* 66: 139-157.

Christian K. A., 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard (*Phrynosoma douglasii*) at high elevation. *Journal of Thermal Biology* 23 (6) 395-399.

Cowles, R.B., y C. M Bogert, 1944. A preliminary study of the thermal requirements of the reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: pp. 261-296.

Crowley, S. R., 1987. The effect of desiccation upon the preferred body temperatures and activity level of the lizard *Sceloporus undulatus*, *Copeia* (1) 25-31.

Díaz, J.A., 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparacion between two temperate lizards populations. *Functional Ecology* 11: 79-89.

Díaz , J.A. y S. Cabezas-Díaz, 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioral mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology* 18: 867-875.

Downes, S. J. y D. Bauwens, 2002. Does reproductive state affect a lizard's behavior toward predator chemical cues? *Behavioral Ecology Sociobiology* 52: 444-450.

García, E, 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 2ª Edición. Universidad Nacional Autónoma de México. 246.

Grant, B.W. y A. E. Dunham, 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizards *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69: 167-176.

Grant, B.W. y A. E. Dunham, 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizards *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.

Grover, M.C., 1996. Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. *Journal of Herpetology* 30: 152-160.

Gvozdik, L., y A. Castilla, 2001. A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. *Journal of Herpetology* 35: 486-492.

Gvozdik, L., 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology* 80: 479-472.

Hatano, F.H.D. Vrcibradic, C.A.B. Galdino, M. Cunha-Barros, C.F.D. Rocha y M. Van Sluys, 2001. Thermal ecology and activity patterns of the lizard community of the Restinga of Jurubatiba Macaé, RJ. *Rev. Brasil. Biol.* 61(2): pp. 287-294.

Hertz , P.E., 1992. Temperature regulation in Puerto Rican *Anolis* lizards. A field test using null hypothesis. *Ecology* 73 405-417.

Hertz, P.E., R. B. Huey and R. Stevenson, 1993. Evaluating Temperature Regulation by Field active Ectotherms: The Fallacy of the Inappropriate question. *American Naturalist* 142 (5) pp. 796-818.

Huey R. B. And T.B. Webster, 1975. Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. *Ecology* 56: 445-452.

Huey R. B. y T.B. Webster, 1976. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the cristatellus group on Puerto Rico. *Ecology* 57: 985-994.

Huey, R. B. y M. Slatkin, 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363-384.

Huey, R. B., 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In C. Gans and F.H. Pough (eds.), *Biology of The Reptilia*. Vol. 12 pp. 24-91. Academic Press, New York.

Huey, R.B., 1991, Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*. 137: 91-115.

INEGI. 1985 a. Carta de uso de suelo y vegetación, Oaxaca E 14-9. Escala 1:250,000, primera edición.

INEGI. 1985 b. Carta de uso de suelo y vegetación, Juchitán E 15-10. Escala 1:250,000, primera edición.

INEGI. 1988 a. Carta hidrológica de aguas superficiales, Oaxaca E 14-9. Escala 1:250,000, primera edición.

INEGI. 1988 b. Carta hidrológica de aguas subterráneas, Oaxaca E 14-9. Escala 1:250,000, primera edición.

INEGI. 1988 c. Carta hidrológica de aguas superficiales, Juchitán E 15-10- D15-1. Escala 1:250,000, primera edición.

INEGI. 1988 d. Carta hidrológica de aguas subterráneas, Juchitán E 15-10- D15-1. Escala 1:250,000, primera edición.

INEGI, 1998. Carta topográfica Conkal F-16C42. Escala 1: 50,000

INEGI, 2000. Carta topográfica Tlaxiaco E-14D34. Escala 1: 50,000

INEGI, 2001. Carta topográfica Morro Mazatán E-15C82, segunda edición. Escala 1: 50,000

Janzen, D.H., 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* 101: 233-249.

Lee, J.C., 1980. Comparative thermal ecology of two lizards. *Oecologia (Berl.)* 44: 171-176.

Lee, J.C. 1996., *The Amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*: Cornell University Press, pp. 211-221.

Lemos-Espinal J.A., y R. E. Ballinger, 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. *Canadian Journal of Zoology* 73 pp. 2184-2191.

Lynch J. D. y H. M. Smith, 1965. New or unusual amphibians and reptiles from Oaxaca, México. *Herpetologica* 32: 3.

Litch P.W. y W.R. Moberly 1965, Thermal requirements for embrionic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. Ibid pp: 517-527.

Martinez, L.R., 2004. Contribución al conocimiento de la biología de la especie endémica *Sceloporus macdougalli* en el Istmo de Tehuantepec Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura FES Iztacala UNAM, México.

Mathies, T. y R. M. Andrews, 1995. Thermal and reproductive biology of high populations of the Lizard *Sceloporus scalaris*: implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* 104: 101-111.

Mathies, T. y R. M. Andrews, 1997. Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Functional Ecology* 11: 498-507.

Méndez-De La Cruz F. R., M. Villagrán-Santa Cruz, y R. M. Andrews, 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54 (4) 521-532.

Packard, G. C., C.R. Tracy, y J.J. Roth, 1977. The Physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class reptilia. *Biological Review* 52: 71-105.

Pennington T.D. y J. Sarukhan, 1998. Arboles tropicales de México. Ediciones Científicas Universitarias. FCE. UNAM. México 521pp.

Pough, H. R.M. Andrews, J.E Cadle, M.L. Crump, A. H. Savitzky y K.D: Wells, 2001. *Herpetology, Second Edition*, Prentice Hall, New Yersey, pp 252-255.

Qualls, C. P., 1997. The Effects of reproductive mode and climate on reproductive success in the australian lizard *Lerista bougainvillii*. *Journal of Herpetology* 31: 60-65.

Qualls C.P. y R.M. Andrews, 1999. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality in the Lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of The Linnean Society* 67 pp. 353-376.

Qualls, C. P. y R. Shine, 2001. Cost of reproduction in conspecific oviparous and viviparous lizards, *Lerista bougaivillii*. *OIKOS* 82: 539-551.

Rivera, J. F., 2001. Estrategia reproductora de la lagartija tropical *Sceloporus serrifer* en el estado de Yucatán. Tesis de Licenciatura. Fes Iztacala UNAM. 49 pp.

Rock, J., y R.M. Andrews, 2000. Effects of reproductive condition, season and site on select temperatures of a viviparous gecko. *Physand Biochemical Zoology* 73(3): 344-355.

Rzedowski, J., 1978. Vegetación de México. Limusa. Mexico.

Scheers, H. y R. Van Damme, 2002. Micro-scale differences in thermal habitat quality and possible case of evolutionary flexibility in the thermal physiology of lacertid lizards. *Oecologia* 132: 323-331.

Secretaria de Gobernación, 1988. Los Municipios de Oaxaca. Colección enciclopedia de los municipios de México. (Eds.), México Pp.191-192.

Servicio Meteorológico Nacional, 2003. Comisión Nacional del Agua.

Shawn S. J.P.S. Sartorius, R. D. Durtsche, C.M, Deen y W.I. Lutterschmidh, 2002. Thermoregulatory accuracy precision and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology* 80 pp. 1966-1976.

Shine R., 1980. "Cost" of reproduction in reptile. *Oecologia* 46 92-100.

Shine, R., 1984. Physiological and Ecological Questions on the Evolution of Reptilian Viviparity. 147-154. In *Respiration and Metabolism of Embryonic Vertebrates*. Seymour, R. S., (Ed). Netherlands.

Shine, R., 1985. The Evolution of Viviparity in Reptiles: an Ecological Analysis. In *Biology of the Reptilia* 15: Gans. C.& Billet, F. (Eds). New York: Jhon Wiley.

Shine, R., 2002. Reconstructig an adaptationist scenario: Whath selective forces favor the evolution of viviparity in montane lizards. *The American Naturalist* 160 (5) pp. 582-593.

Shine, R., 2003. Locomotor speeds of gravids lizards: Placing "Cost of Reproduction" whithin an ecological context. *Functional Ecology* 17 pp. 526-533.

Sites, J.W., Jr., J.W. Archie., C.J. Cole y O. Flores-Villela, 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 213: 1-110.

Smith, H. M., y C.B. Bumzahem, 1953. A new lizard of the genus *Sceloporus* from the isthmus of Tehuantepec. *Herpetologica* 9: 185-188.

S.P.P. a1984, Carta de efectos climaticos regionales mayo octubre, Oaxaca E-14-9. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984b. Cartas de efectos climáticos regionales noviembre-abril, Oaxaca E 14-9. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984c. Cartas de efectos climáticos regionales mayo-octubre, Juchitán E 15-10- D15-1. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984d. Cartas de efectos climáticos regionales noviembre-abril, Juchitán E 15-10- D15-1. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984e. Cartas de efectos climáticos regionales noviembre-abril, Tizimin F-16-7. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984f. Cartas de efectos climáticos regionales mayo- octubre, Tizimin F-16-7. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984g. Cartas hidrológica de aguas superficiales, Tizimin F-16-7. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984h. Cartas hidrológica de aguas subterráneas, Tizimin F-16-7. Escala 1:250,000.

S.P.P. 1984i. Cartas de uso de suelo y vegetación, Tizimin F-16-7. Escala 1:250,000.

StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6 www.statsoft.com.

Stevenson, R.D., C.R. Peterson y J.S. Tsuji, 1985. The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Physiological Zoology* 58: 46-57.

Tinkle D. W., y J.W. Gibbons, 1997. The distribution and evolution of the viviparity in reptiles. *Miscellaneous publications of The Museum of Zoology, University of Michigan* 154: 1-55.

Van Damme R, R.D. Bauwens, A. M. Castilla, y R.F. Verheyen, 1989. Altitudinal variation of thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia* 80: 516-524.

Van Damme R, R.D. Bauwens, y R.F. Verheyen, 1987. Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica* 43: 405-415.

Van Damme R, R.D. Bauwens, y R.F. Verheyen, 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos* 57: 61-67

Van Damme, R., D. Bauwens, y R.F. Verheyen, 1992. Select Body Temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: Variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology* 11 219-222.

Van Berkum, F.H., R.B. Huey y B.A. Adams, 1986. Physiological consequences of thermoregulation in a tropical lizard (*Ameiva festiva*). *Physiological Zoology* 59: 464-472.

Weins, J.J. y T.W. Reeder, 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs* 11: 1-44.

Zar, J.,H., 1999. Biostatistical analysis, fourth edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 662 pp.